FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

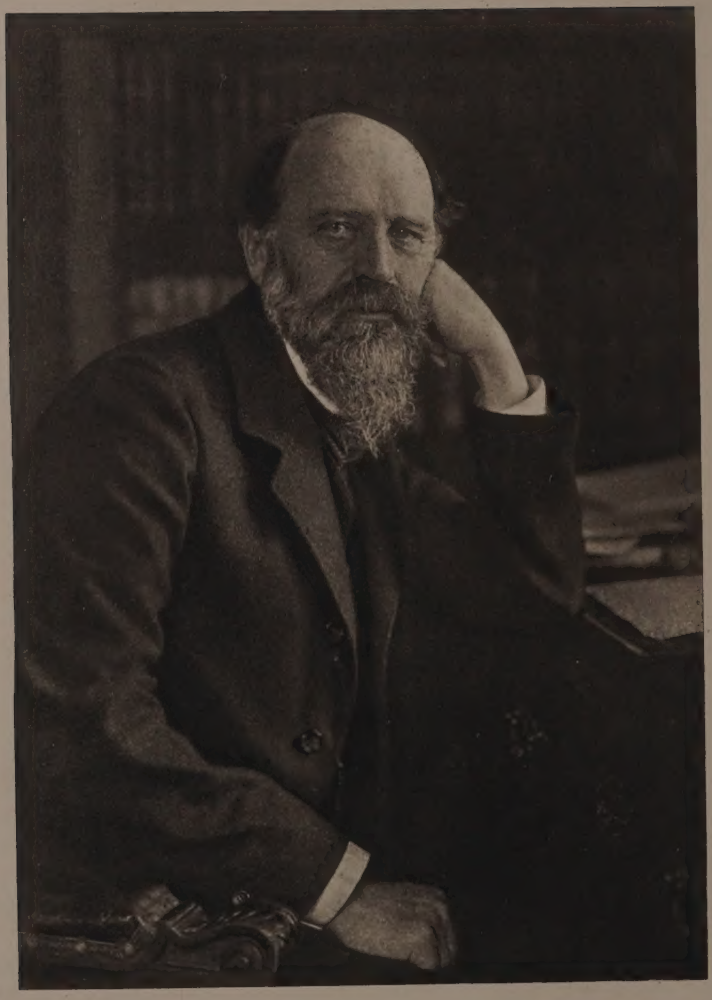
HERAUSGEGEBEN VON
DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

NEUE FOLGE. ACHTZEHNTER UND NEUNZEHNTER BAND.
(DER GANZEN REIHE 118. UND 119. BAND)

GOEBEL-FESTSCHRIFT

MIT 113 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 6 TAFELN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1925



J. Rachel.

Nachlaß von Prof. N. Malta 96

FESTSCHRIFT

ZUM

SIEBZIGSTEN GEBURTSTAGE

VON

KARL VON GOEBEL

IN MÜNCHEN

MIT 113 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 6 TAFELN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1925

1925:114.

ALLE RECHTE VORBEHALTEN.

Hochverehrter Herr Geheimer Rat
Professor Dr. Karl von Goebel!

In aufrichtiger Bewunderung der außerordentlichen Fülle und des Reichtums Ihrer rastlosen Lebensarbeit in wissenschaftlicher und organisatorischer Hinsicht bitten die unterzeichneten Freunde, Schüler und Fachgenossen, die Ihren ungemein fördernden Einfluß auf die botanische Wissenschaft dankbar anerkennen, Sie möchten den vorliegenden Doppelband der Flora, den der Verleger der Zeitschrift, finanziell unterstützt von den beteiligten Botanikern des Auslandes in freundlicher Weise zur Verfügung gestellt hat, zu Ihrem 70. Geburtstage als ein Zeichen der persönlichen Verehrung entgegennehmen.

Zugleich geben sie dem Wunsche Ausdruck, daß es Ihnen vergönnt sein möge, Ihre unermüdliche Forschertätigkeit noch manches Jahr in voller Gesundheit und ungebrochener Kraft weiterzuführen.

Wilhelm Benecke; F. O. Bower; Karl Giesenhagen; Ludwig Jost; George Karsten; Friedrich Oltmanns; Carl Schröter; Hermann Sierp; Eugen Warming †; F. A. F. C. Went; Richard v. Wettstein.

Nikola Arnaudow; Hans Burgeff; Douglas Houghton Campbell; L. Cockayne; Francis Darwin; W. M. Docters van Leeuwen; Friedrich Carl von Faber; Wilhelm Figdor; Gustav Fischer; Kenjiro Fujii; Hugo Glück; Hermann von Guttenberg; E. Heinricher; Th. Herzog; Max Hirmer; I. M. Janse; O. von Kirchner; Hans Kniep; Ernst Küster; E. Linsbauer; Francis E. Lloyd; Rudolf Marloth; E. Merl; M. Möbius; L. Radlkofer; O. Renner; Thekla R. Resvoll; W. Riede; H. Ross; Th. Schmucker; Karl Suessenguth; Wilhelm Troll; A. Ursprung.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

ARNAUDOW, NIKOLA, Untersuchung über den Tiere fangenden Pilz Zoophagus insidians Som. Mit 5 Abbildungen im Text . . 1—16

ARNAUDOW, NIKOLA, Über Transplantieren von Moosembryonen. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 17—26

BENECKE, WILHELM, Zur Frage nach den Bedingungen der Konjugation bei der Gattung Spirogyra . . . . . 27—39

BURGEFF, H., Über Arten und Artkreuzung in der Gattung Phycomyces Kunze. Mit 2 Abbildungen im Text . . . . . 40—46

BOWER, F. O., Size a Factor in the Morphology of Tissues. With 5 figures in the text . . . . . 47—61

CAMPBELL, DOUGLAS HOUGHTON, The relationships of the Anthocerotaceae. With 5 figures in the text . . . . . 62—74

COCKAYNE, L., On the Occurrence of Subalpine Vegetation at a low Level in the Fiord Botanical District (New Zealand) and other Matters pertaining thereto . . . . . 75—80

DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M, Kleiner Beitrag zur Kenntnis der endozoischen Verbreitung einiger Hochgebirgspflanzen auf Java 81—88

FABER, FRIEDRICH CARL VON, Untersuchungen über die Physiologie der javanischen Solfataren-Pflanzen . . . . . 89—110

FIGDOR, WILHELM, Über experimentell hervorgerufene ascidienförmige Blätter von Bryophyllum calycinum Salisb. Mit Tafel I . . 111—114

FUJII, KENJIRO, Über die Entlassung der Spermatozoiden von Isoëtes 115—126

GIESENHAGEN, K., Die Gestaltung des Wedels von Pteris ensiformis Burm. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . . 127—149

GLÜCK, H., Kritische Bemerkungen über die phylogenetische Herkunft der Monokotylen. Mit 12 Abbildungen im Text . . . . . 150—164

GUTTENBERG, HERMANN VON, Die Bewegungsmechanik des Laubblattes von Dionaea muscipula Ell. Mit 1 Abbildung im Text 165—183

HEINRICHER, E., Zwei in histologischer und biologischer Hinsicht bemerkenswerte Früchte von Fumariaceen. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 184—197

HERZOG, TH., Theorie und Tatsachen der Moosverbreitung und die Rolle des Peristomapparates . . . . . 198—226

HIRMER, MAX, Zur Kenntnis der Organstellung und der Zahlenverhältnisse in der Gattung Calamostachys Schimper. Mit 22 Abbildungen im Text und Tafel II—IV . . . . . 227—256

JANSE, J. M., Ernährung, Adventivbildung und Polarität . . . . . 257—288

JOST, L., Über schlafende Knospen. Mit 13 Abbildungen im Text . . 289—299

Seite

KARSTEN, GEORGE, Über mantelförmige Organe bei Epiphyten und Wurzelkletterern. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 300—311
KIRCHNER, O. VON, Über die sogenannten Pollenblumen und die Ausbeutestoffe der Blüten . . . . . 312—330
KNIEP, HANS, Über Fucus-Bastarde . . . . . 331—338
KÜSTER, ERNST, Cecidologische Notizen III. Mit 2 Abbildungen im Text. . . . . 339—345
LINSBAUER, K., Rückdifferenzierung als Voraussetzung ontogenetischer Entwicklung . . . . . 346—368
LLOYD, FRANCIS E., The Cobalt Sodium Hexanitrite Reaction for Potassium in Plant Cells. With Plate V . . . . . 369—385
MERL, EDMUND M., Beiträge zur Kenntnis der brasilianischen Utricularien. Mit 3 Abbildungen im Text . . . . . 386—392
MÖBIUS, M., Versuch zur Erklärung der Ameisenpflanzen . . . . . 393—398
RADLKOFER, L., Sapindaceae tres javanicae novae e tribu Nepheliearum 399—401
RENNER, O., Zum Nachweis negativer Drucke im Gefäßwasser bewurzelter Holzgewächse. Mit 2 Abbildungen im Text . . . 402—408
RESVOLL, THEKLA R., Beschuppte Laubknospen in den immerfeuchten Tropenwäldern Javas. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 409—420
RIEDE, W., Beiträge zum Geschlechts- und Anpassungsproblem . . . . 421—452
ROSS, H., Über die Kletterhaken einer brasilianischen Apocynacee. Mit Tafel VI . . . . . 453—459
SCHMUCKER, TH., Beiträge zur Biologie und Physiologie von Arum maculatum. Mit 1 Abbildung im Text . . . . . 460—475
SIERP, HERMANN, Untersuchungen über die Kohlensäureabgabe aus keimenden Erbsensamen. Mit 1 Kurve im Text . . . . . 476—502
SUESSENGUTH, KARL, Über die Blüteperioden der Bambuseen. Mit 4 Kurven im Text . . . . . 503—535
TROLL, WILHELM, Gestalt und Gesetz . . . . . 536—565
URSPRUNG, A., Einige Resultate der neuesten Saugkraftstudien. Mit 3 Kurven im Text . . . . . 566—599
WETTSTEIN, R., Fakultative Parthenogenesis beim Hopfen (Humulus Lupulus). Mit 1 Abbildung im Text . . . . . 560—604
Verzeichnis der von K. GOEBEL veröffentlichten Schriften . . . . . 605—612

Untersuchung über den Tiere fangenden Pilz Zoophagus insidians Som.

Von **Nikola Arnaudow.**

Mit 5 Abbildungen im Text.

Der in biologischer Beziehung merkwürdige Zoophagus insidians scheint keine Seltenheit zu sein. Nachdem der Pilz im Jahre 1911 von Sommerstorff [1]) in der Grazer Umgebung entdeckt und in der Öst. bot. Zeitschrift beschrieben wurde, fand ich ihn in Bulgarien [2]), Mirande [3]) in Frankreich und Gicklhorn [4]) in Kroatien. Trotzdem ist dieses Objekt ungenügend untersucht, was auch daraus zu schließen ist, daß in den unten zitierten Abhandlungen, die teilweise unabhängig voneinander entstanden sind, Unstimmigkeit in Daten und Beurteilung über wichtige Lebensseiten des Pilzes vorliegen. Dies betrifft vor allem die Frage über die Fortpflanzungsmittel und dann die Ernährungsweise. Mir glückte unlängst das Auffinden desselben Wasserpilzes auch in der Umgebung von München (in Tümpeln und Entwässerungsgräben des Kirchseeoner Moores), so daß ich jetzt imstande bin, einen weiteren Beitrag zum Studium des Pilzes zu liefern.

Hoffentlich sind zuerst einige Bemerkungen am Platze, die das Aufsuchen des Pilzes und seine Kultur bei möglichst ähnlichen Bedingungen wie diese an den natürlichen Standorten — die Reinkultur ist bis jetzt nicht gelungen — erleichtern dürften.

Die beste Aussicht, ihn zu finden, gewährt das Kultivieren in feuchter Kammer von auf Objektträgern ausgebreiteten Fadenalgenproben (besonders Cladophora) zusammen mit Rädertieren, die ja so wie so in

1) Sommerstorff, H., Ein Tiere fangender Pilz (Zoophagus insidians var. gen., nov. spec.). Oest. bot. Zeitschr., Jahrg. 1911, S. 361—373.

2) Arnaudow, N, Zur Morphologie und Biologie von Zoophagus insidians Sommerstorff. Jahrb. d. Sofianer Universität, Bd. XV—XVI, 1918/1919, 1919/1920, S. 1—32.

3) Mirande, R., Zoophagus insidians Sommerstorff, capteur de Rotifères vivants. Bulletin trimestriel de la Société mycologique de France, 1920, t. XXXVI, p. 47—53.

4) Gicklhorn, Jos., Studien an Zoophagus insidians Som., einem Tiere fangenden Pilz. „Glasnik" der kroatischen naturwissensch. Gesellsch., XXXIV, H. 2, S. 199—228, Zagreb 1922.

diesem Algenmaterial fast niemals fehlen. Sind beim Beginn in der Objektträgerkultur sogar nur winzige Stücke von Pilzmyzelien vorhanden, die sonst sehr leicht der Beobachtung entgehen können, so wachsen sie, vorausgesetzt, daß ihnen fangbare Tiere (hauptsächlich panzerige Rädertiere) zur Verfügung stehen, rasch weiter, und einige Tage nachher sieht man im Mikroskope ein Netz von in verschiedensten Richtungen ausgezogenen, sehr charakteristisch aussehenden Hyphen des Pilzes. Besonders auffallend sind dann die Stellen, wo gefangene Tiere hängen.

Dieses Verfahren beruht auf der Anwesenheit der im Wasser vorhandenen Rotatorien. Bei der Art und Weise, wie die betreffenden Tierchen die Oberfläche aller in der Kultur vorhandenen Objekte gründlich nach Nahrung durchsuchen, kommen sie unvermeidlich, ohne vom Pilze durch besondere Mittel gelockt zu werden, in Berührung auch mit den kleinsten Myzelstücken.

Durch Sauerstoffproduktion von Seiten der Alge wird in dieser Kultur das umgebende Medium genügend rein von Fäulnisbakterien gehalten, eine Bedingung, die zusammen mit ausreichenden Vorräten an fangbaren Tieren ein langes Züchten des Pilzes ermöglicht. Solange der Pilz nicht die Oberhand gewonnen hat, bietet dieselbe Kultur gute Lebensbedingungen für die Tiere selbst, und sie vermehren sich durch Eier, so daß für Nahrung gewöhnlich keine weitere Sorge zu tragen ist. Daß Objektträgerkulturen ein normales Leben dem Zoophagus zulassen, zeigt einmal die üppige Entwicklung des Pilzes. Ein zweiter Beweis dafür ist die in denselben Kulturen stattfindende Fortpflanzung. Meine Objektträgerkulturen blieben meist unbedeckt (unter dem Deckglas sich aufsammelnde O-Blasen wirken störend bei der Beobachtung) im feuchten Raum unter Glasglocke. Ihnen wurde von Zeit zu Zeit Wasser aus der Ausgangsalgenkultur, die selbst wie gewöhnliche Fadenalgenkulturen zu behandeln ist, hinzugefügt.

1. Gemmenbildung.

Außer Oogonien und Sporangien sind bei den höheren Vertretern der im Wasser wohnenden Phycomyceten, zu welchen unser Pilz gehört, verschiedenartige Zellbildungen bekannt geworden, die ebenso im Dienste der Vermehrung stehen. Diesen Fruchtformen wurden mehrere Namen gegeben, so z. B. Reihen- oder Dauersporangien (Pringsheim), Chlamydosporen (Humphrey), Conidien und Sporangienanlagen (Maurizio) u. a. Fischer[1]) sammelte sie für die Gruppe Saprolegniaceae

1) Fischer, A., Die Pilze Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. IV. Abt., Phycomycetes 1892.

unter der Bezeichnung Gemmen, ein Begriff, der später auch von Klebs [1]) adoptiert wurde und zu dessen Fortbestehen Klebs durch seine bekannten Untersuchungen über die Physiologie der Fortpflanzung beigetragen hat.

Morphologisch betrachtet sind die Gemmen keine einheitlichen Bildungen und man kann sie verschieden einteilen. Eine Kategorie bilden jene Gemmen, die als vorübergehend gehemmte Sporangien oder Oogonien aufzufassen sind. Hierzu gehören z. B. die sich später in Oogonien und in Sporangien verwandelnden Gemmen von Saprolegnia raetica [2]) und Saprolegnia mixta [1]). Bei den soeben genannten Pilzen haben die Gemmen sogar die äußere Form von Oogonien und Sporangien. In einer zweiten Gruppe lassen sich solche Gemmen zusammenstellen, die nichts anderes als durch besondere Querwände begrenzte Teile von gewöhnlichen vegetativen Hyphen des Pilzes darstellen. In ihnen versammelt sich dichteres Protoplasma, um Widerstand gegen heranziehende für das Leben des Pilzes ungünstige äußere Bedingungen zu leisten.

Auch bei den wasserbewohnenden Pythiaceen, wo außer Oogonien und Sporangien noch Conidien als Verbreitungsmittel dienen, sind die letzteren meistens abfallende Sporangien, die nur ausnahmsweise anstatt Zoosporen vegetatives Myzel produzieren.

Die von mir bei Zoophagus insidians gefundenen spindel- oder keulenförmigen Brutkörper stellen vom morphologischen und physiologischen Standpunkte scharf differenzierte Vermehrungsmittel dar. Diesmal handelt es sich, wie das bei langdauernder Beobachtung des Pilzes an Material aus Bulgarien und Bayern sich zeigte, um vollständig normale Bildungen, was sich bei den als Gemmen angegebenen Bildungen anderer Wasserpilze nicht immer sagen läßt. Diese gewähren dem Pilze, der sich außerdem noch mit Zoosporen und geschlechtlich fortpflanzen kann, eine neue Verbreitungsmöglichkeit, zu der er sehr oft greift [3]).

Es wird vorläufig erinnert, daß Zoophagus insidians, von allen anderen Wasserpilzen abweichend, zwei Arten vegetativer Hyphen

---

1) Klebs, G., Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. Saprolegnia mixta de Bary. Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33.

2) Maurizio, A., Die Entwicklungsgeschichte und Systematik der Saprolegnien. Flora 1894, Bd. 79.

3) Die von Gicklhorn (l. c. S. 221) mit Vorsicht als Gemmen bezeichneten kugeligen, plasmareichen Anschwellungen der Langhyphen in der Nähe mancher gefangener Tiere sind meiner Erfahrung nach sehr selten erscheinende, belanglose Mißbildungen.

ausbildet. Die einen sind zentimeterlange, theoretisch mit unbegrenztem Wachstum versehene, der Regel nach sich rechtwinklig verzweigende Hyphen, die das Ausbreiten des Myzels in allen Richtungen des Wassers und möglichst weit von der primären Entstehungsstelle besorgen — diese sind die Langhyphen. Auf ihnen sitzen, wieder unter rechtem Winkel, 20—30 μ große Kurzhyphen die die Rolle Tiere fangender Organe ausführen.

Die Gemmen erscheinen nur an der Spitze gewisser Langhyphen, womit sich diese in Gemmenbildner verwandeln. Mit dem Wechsel ihres Dienstes treten solche Langhyphen als besondere Glieder in der Morphologie des Pilzes auf und sind, was ihren morphologischen Wert betrifft, den dem vegetativen Wachstum dienenden Langhyphen einerseits und den Kurzhyphen andererseits ebenbürtig.

Die Entwicklung der Gemmen erfolgt auf folgende Weise. Aus dem oberen Ende des Gemmenbildners, das im Anfange von dem Ende einer beliebigen Langhyphe durch nichts zu unterscheiden ist, wächst ein kurzes, zartes Fädchen hervor, das später Abbruchstelle der Gemme wird, während diese aus einer terminal auftretenden Anschwellung des Fädchens weiterwächst. Die wachsende Gemme wird bald dicker als der Bildner selbst. Ihr Wachstum erfolgt mit einer Geschwindigkeit, die gleich oder sogar größer als die der wachsenden Langhyphen ist, und zwar mit Baumaterial, das unaufhörlich durch die schmale Verbindungsbrücke, deren Wände sich auffallend elastisch zeigen, fließt. Innerhalb 1—2 Stunden erreicht die Gemme ihre endgültige Länge. Mit dem Aufhören des Plasmastroms durch die schmale Stelle wird die letztere noch schmäler, und die Wände dort scheinen brüchiger geworden zu sein. Die Trennung der Gemme ist ein einfacher mechanischer Akt, nie von einer Trennwandbildung begleitet und sehr oft ohne auffallende Plasmaverpfropfung an der entstandenen physiologischen Wunde. Die Gemme ist schwerer als Wasser und sinkt allmählich, solange das die dichte Algenmasse gestattet, unter.

Eine fertige Gemme stellt eine bis 260—300 μ lange und bis 14 μ breite Beule vor (Fig. 1 und Fig. 3). Das Protoplasma enthält dieselben figurativen Körperchen wie im Myzel, nur fehlt bei den Gemmen die lebhafte Bewegung.

Wenn die für die Gemmenbildung günstigen Bedingungen andauern, treten nacheinander auf demselben Bildner mehrere Brutkörper auf. Jetzt wird jede weitere Gemmenbildung durch Auswachsen eines seitlichen, kurzen Zweiges in der Nähe der Abbruchstelle eingeleitet. Der Prozeß kann sich mehrmals wiederholen (10malige Wiederholung beobachtet),

wodurch einseitig oder zweiseitig sympodial verzweigte Bildner entstehen. Bei besonders starkem Zustrom von Baumaterialien im Gemmenbildner wachsen gleichzeitig zwei oder drei Gemmen. Unregelmäßige Verzweigung des Bildners kommt auch vor.

Nicht unerwähnt soll bleiben, daß regelmäßig irgendwo auf der Länge der Abbruchstelle der schon ausgewachsenen Gemme eine schwer meßbare kleine, punktförmige Verdickung erscheint. Ob diese mit dem bald nachher erfolgenden Abfall der Gemme in Zusammenhang steht, ist nicht zu sehen, sie gehört jedenfalls zu jenem Teile der Abbruchstelle, der am Gemmenbildner bleibt.

Der seine Rolle ausgespielt habende Bildner bleibt noch weiter am Leben, wie ja auch das Schicksal des Myzels durch das Einsetzen von Gemmenbildung durchaus nicht ungünstig entschieden worden ist, wie das z. B. bei Saprolegnia der Fall ist, wo bekanntlich die Gemmenbildung sich als die allerletzte Lebensäußerung eines durch die Ungunst der umgebenden Umstände sterbenden Myzels darstellt. So konnte ich in einer und derselben

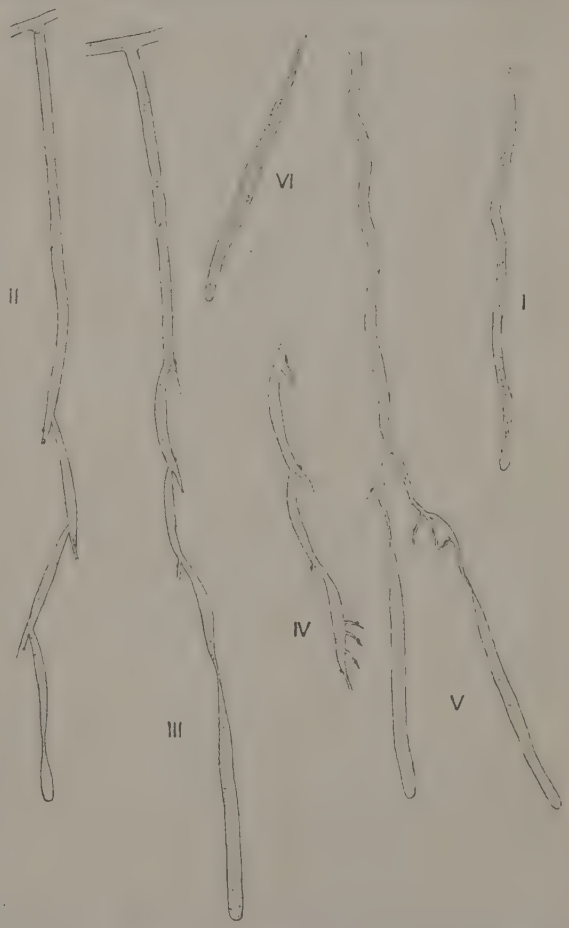


Fig. 1. I Beginn der Gemmenbildung. II Verzweigter Gemmenbildner mit am Ende stehender Gemme in Ausbildung und 3 Abbruchstellen. III, IV Ein und derselbe unregelmäßig verzweigte Gemmenbildner, in IV nach Ausbildung von 7 Gemmen, von denen die 4 letzten auf demselben Ast erschienen. V Doppelte Gemmenbildung. VI Gemme.

Objektträgerkultur jeden Tag im Laufe von 3 Wochen die Entstehung von neuen Gemmen beobachten, deren Anzahl endlich viele Dutzende erreichte.

Nach einer Ruhe, die in genau verfolgten Fällen von 6—48 Stunden dauerte, bilden die Gemmen, offenbar bei den gleichen äußeren Bedingungen, die ihr Auftreten selbst begünstigen, Keimschläuche. Bald wachsen die Keimschläuche in echtes Myzel aus, gewöhnlich aus einer meistens unverzweigten Langhyphe bestehend mit daraufsitzenden Kurzhyphen. Eine Begünstigung des stumpfen Endes der Gemme bei der Keimung ist oft zu beobachten. Verhältnismäßig seltener treten bei der Keimung, auf der Gemme selbst sitzende, funktionsfähige Kurzhyphen auf, und diese Erscheinung kann man, glaube ich, eher als Beweis, daß die Brutkörperstückchen gewöhnliches, vegetatives Myzel und nicht etwa gehemmte Reproduktionsorgane anderer Art sind, deuten.

Verwandlung der Gemmen in Zoosporangien wurde nie beobachtet. Sie erwies sich als unmöglich auch bei Übertragen von Gemmen in reines Wasser.

Die biologische Bedeutung der Gemmen braucht nicht erörtert zu werden. Mit viel Protoplasma ausgerüstet, vermögen sie nach einer passiven Wanderung stattliches Myzel als Grundlage eines neuen Entwicklungszentrums auszubilden. Sonst, da sie keine Dauerzustände sind, kommen die Gemmen als Verbreitungsmittel nur während der Saison, solange das umgebende Wasser mit fangbaren Tierchen bevölkert ist, in Betracht.

Über die Bedingungen, die zu Gemmenbildung führen, kann man bei den schwer analysierbaren Lebensverhältnissen, die in einer Objektträgerkultur vorhanden sind, natürlich wenig Bestimmtes sagen. Folgender Satz scheint mir trotzdem berechtigt zu sein: die Gemmen sind das erste Fortpflanzungsmittel in einer Pilzkultur, deren Ernährung durch Tierfang fortschreitend üppiger wird.

Jetzt sei noch die schlagende Ähnlichkeit unter Gemmen von Zoophagus insidians und gewissen Tierchen aus der Gruppe Anguillulidae erwähnt. An den beiden Standorten, die mir Untersuchungsmaterial lieferten, zählt die zusammenlebende Genossenschaft, der Zoophagus insidians angehört, als Mitglieder Tierchen von der genannten Gruppe, die, was Größe, Form und Farbe betrifft — nämlich auf blaugrün gehende Farbe —, den Gemmen von Zoophagus insidians vollständig ähnlich sind. Aus dem Innern des Tieres schimmern nur Körnchen und keine scharfen Umrisse innerer Organe, so daß auch von dieser Seite die „Mimikry“ nicht getrübt wird. Irgendwelchen biologischen

Sinn dieser bemerkenswerten Ähnlichkeit zu suchen, trotz ihres täuschenden Charakters, entbehrt jedes Grundes.

Die Gemmenbildner wurden oben als besondere morphologische Glieder angesprochen und an die Seite von Lang- und Kurzhyphen gestellt. Besteht ein scharfer Unterschied zwischen ihnen?

Als Langhyphen legitimieren sich ohne weiteres Hyphen, die an ihrem Ende unbegrenzt wachsende Spitzen tragen. Sie geben als Äste ebenbürtige Langhyphen und tragen die Fangorgane. Solange die Langhyphe wächst, kann ihre Spitze als Fangorgan nicht dienen. Anders wenn das vegetative Wachstum des Myzels bei ungenügender Ernährung zu Ende gebracht wird. Dann verschmälert sich die Spitze, ihr Wachstum hört auf, sie füllt sich mit hellglänzendem Inhalt, und die bisherige Langhyphe schließt ihr Wachstum als Fangorgan, also wie eine fangbereite Kurzhyphe. Oder aber, ein als Langhyphe dienendes Glied des Myzels geht zur Gemmenbildung über und büßt auf diese Weise seine bisherige Tätigkeit ein.

Gemmenbildner sind nicht imstande, weiter als Langhyphen durch Wachstum ihrer Spitze zu dienen oder die Spitze zum Fangorgan zu verwandeln. Fangorgane entstehen ± hinter der Spitze.

Vermögen die Kurzhyphen in Langhyphen auszuwachsen? Sommerstorff verneint es, was ich auf Grund von Beobachtungen und einfachen Versuchen bestätigen kann. Tatsächlich beobachtet man, besonders an alten Myzelien, Hyphen, die auf einer gewissen Strecke von der Basis an so eng wie Kurzhyphen sind, um dann die normale Breite von Langhyphen und eine beträchtliche Länge zu erreichen. Sogar typische Kurzhyphen treten in diesem letzten Teile auf.

Verfolgt man aber solche Hyphen während ihrer Entwicklung, so wird klar, daß nicht schon differenzierte, fertige Kurzhyphen in Langhyphen auswachsen, sondern im Wachstum sich befindende enge Hyphen, die noch keine stark lichtbrechende Substanz in der Spitze führen — was nämlich bezeichnend für eine Kurzhyphe als Fangorgan ist —, pflegen als breitere Langhyphe weiter zu wachsen, offenbar durch stärkeres Zuströmen von Nahrung aus dem übrigen Myzel angeregt.

Durch Abschneiden der wachsenden Spitze einer gut ernährten Hyphe ist es möglich, die Länge nur solcher von ihr getragenen Hyphen, gleich ob als Langhyphen oder als Kurzhyphen angelegt, zu beeinflussen, die sich noch im Wachstum befinden. Endgültig als Kurzhyphen differenzierte Hyphen, d. h. nachdem die Spitze mit der stark lichtbrechenden Substanz erfüllt wird, bleiben im Versuche unverändert.

Hinter ihrer Spitze, in der Zone, die mit gewöhnlichem Protoplasma gefüllt ist, verhält sich die Kurzhyphe ebenso wie eine Langhyphe hinter ihrer Spitze und kann ihrerseits Langhyphen und Kurzhyphen bilden (Fig. 2).

Es wurde noch die freie Entwicklung solcher Kurzhyphen verfolgt, von denen sich gefangene Tiere losgerissen haben. Die gereizten Hyphen wachsen ein Stück weiter, dann zieht sich ihr Protoplasma in die Langhyphe zurück, eine Grenzwand hinterlassend. Die Figur 2 M bezieht sich z. B. auf folgenden Fall. Ein Rädertier befreite sich nach 5 bis 6 Minuten, nachdem es gefangen wurde. Im Momente der Befreiung zeigte die gereizte Kurzhyphe eine charakteristische Anschwellung an der Spitze, deren Wände gleichzeitig dicker erschienen. Außerdem trug die Auswölbung einen warzenartigen Auswuchs, der im Laufe von einer Stunde einen 6 μ breiten Schlauch bildete, auf dem sogar eine Verästelung angelegt wurde. Dann hörte das Wachstum auf.

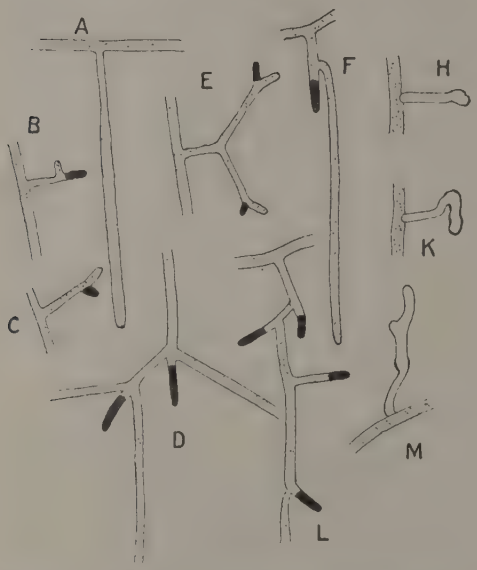


Fig. 2. A Eine als Kurzhyphe angelegte Hyphe, weiter als Langhyphe ausgewachsen. B, C Entstehung eines Astes unmittelbar neben der differenzierten Spitze einer Kurzhyphe. D Eine Langhyphe endigt mit einem Fangorgan. Entstehung von Ästen an ihrer Basis. Links Wiederholung desselben Entwicklungsmodus. E Verzweigung einer Kurzhyphe (oben) und Entstehung von Langhyphe auf Kurzhyphe (unten). H, K, M Entwicklung von drei gereizten Kurzhyphen nach Befreiung der Tiere.

Aus ähnlichen Beobachtungen ziehe ich den Schluß, daß eine Verwandlung von Kurzhyphen in Langhyphen auch dann ausgeschlossen bleibt, wenn die Kurzhyphe zur Entwicklung durch Tiere schon gereizt ist. Im Innern des gefangenen Tieres selbst bildet eine wachsende Kurzhyphe vorläufig Nährmyzel.

Es ist klar, daß bezeichnend für Lang-, Kurzhyphen und Gemmenbildner nur die Tätigkeit ihres Vegetationspunktes sein kann. Hinter diesem besitzen die drei genannten Hyphenarten dieselben Entwicklungspotenzen.

2. Ernährungsweise.

Die Frage, ob Zoophagus insidians nur an Tierfang gebunden ist, oder ob er auch saprophytisch auf Kosten von im Wasser befindlichen organischen Stoffen leben kann, bedarf weiterer Aufklärung. Von Sommerstorff[1]) und Gicklhorn[2]) ist die Behauptung zugunsten eines fakultativen Saprophytismus aufgestellt. Mirande[3]) verneint dies auf Grund seiner negativen Versuche, den Pilz auf einer Anzahl organischer Substrate zu züchten. Aber wenn sogar solche Versuche positiv, d. h. mehr beweisend ausgefallen wären, ist für die Lösung der Frage, ob Zoophagus insidians im Wasser des natürlichen Standortes saprophytisch lebt oder nicht, nicht viel gewonnen.

Die fortwährende Beobachtung eines reich verzweigten Myzels, nachdem die Tiere in der Kultur beseitigt worden sind, oder eines im tierfreien, aus der Ausgangskultur genommenen Wassers gezüchteten kann natürlich keine sicheren Ergebnisse über die aufgeworfene Frage liefern. Das Wachstum dauert bei diesen Bedingungen eine gewisse Zeit fort, ohne daß es möglich ist, zu entscheiden, ob das neue Wachstum auf Konto von schon im Myzel vorhandenen Reservestoffen vor sich geht, oder ob es im Zusammenhang mit dem Zurückziehen von Protoplasma aus Myzelfäden steht (gerade nachdem der Tierfang aufhört, vollzieht sich ein Zurückziehen des Protoplasmas in großem Maßstab) oder endlich, ob nicht das neue Wachstum durch Einnahme von gelösten organischen Stoffen aus dem umgebenden Wasser verursacht wird. Solche Stoffe gestatten z. B. eine gute Entwicklung von nur auf sie angewiesenen Pythien. In jedem Falle zeigt das Myzelium progressive Zeichen von Unterernährung, an der es am Ende zugrunde geht.

Bessere Anhaltspunkte verspricht das Verfolgen der Gemmenentwicklung und des Verhaltens von kurzen Myzelfragmenten bei Kulturen, die unter sonst gleichen Bedingungen keine Möglichkeit zum Tierfang haben. Besonders bei reichlicher Ausbildung von Gemmen und wenn gleichzeitig wenig fangbare Tiere vorhanden sind, hat man schönes Material, um einen Vergleich zwischen der Entwicklung von auf sich, bzw. auf organische Stoffe des umgebenden Mediums angewiesenen Gemmen und solchen, deren Myzel Tierfang genießt, auszuführen.

Die Keimung einer Gemme führt, wie das früher erwähnt wurde, zur Ausbildung eines schwachen Myzels, das öfters aus einer Lang-

1) Sommerstorff, l. c. S. 12.
2) Gicklhorn, l. c. S. 218—219.
3) Mirande, l. c. p. 52—53.

hyphe besteht und dessen Wachstum noch in den ersten 24 oder 48 Stunden erlöscht. In welchem Verhältnis Länge des Myzels und Länge der Gemmen steht, kann man gewissermaßen aus der folgenden Tabelle ersehen. In dieser sind meistens Messungen von Myzelien eingetragen, die aus einer ± geraden Langhyphe bestanden haben. Auch bei

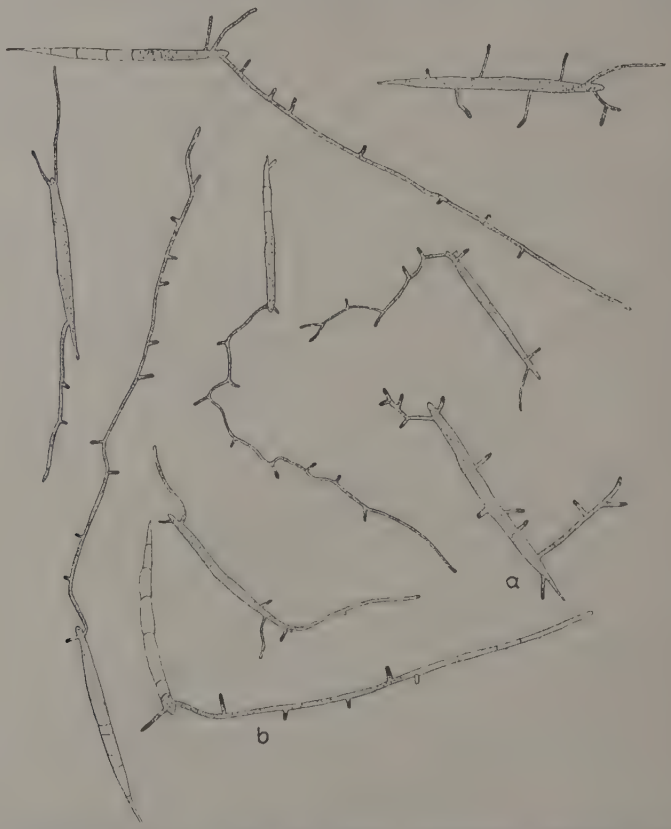


Fig. 3. Gekeimte Gemmen. Das Protoplasma der Gemmen wandert in das Myzel hinein. *a* Bildung von Kurzhyphen auf der Gemme selbst; *b* das Volumen des Protoplasmas hat sich während der Entwicklung vermindert.

Gemmen, die mit mehreren Hyphen keimen, ist das Verhältnis nicht wesentlich verschieden.

In den folgenden Tagen und solang das Gemmenmyzelium lebt — 6 bis 8 Wochen — tritt kein weiteres Längenwachstum auf, und seine sichtbare Tätigkeit spiegelt sich in Ausbildung von neuen Fangorganen wieder, was gewöhnlich im Zusammenhang mit Zurückziehen des Proto-

plasmas aus schon vorhandenen Kurzhyphen geschieht. Außerdem kommt es noch vor, daß bei derselben Begleiterscheinung ein kurzer Ast gebildet wird.

Länge der Gemme (in Mikrometerteilstrichen)	Länge des Myzels	Bemerkungen
30	95	Noch 1 weiterer Ast, der 6 Teilstriche lang ist; die Gemme vollständig leer
24	78	Die Gemme bis zur Hälfte leer
22	58	Eine zweite Hyphe 12 Teilstriche lang; die Gemme bis zur Hälfte leer
20	50	Noch 1 weiterer Ast 5 Teilstriche lang; die Gemme bis zur Hälfte leer
20	41	Die Gemme halb leer
17	56	Die Gemme halb leer
23	68	Die Gemme $^1/_3$ leer
22	60	Die Gemme halb leer
20	70	Noch 1 Ast 6 Teilstriche lang; die Gemme halb leer
18	28	Noch 1 Ast 5 Teilstriche lang; die Gemme $^1/_4$ leer
17	38	Die Gemme $^1/_3$ leer
22	84	Die Gemme leer
20	80	Die Gemme leer

Anders bei Gemmenmyzelien, auf denen Tiere gefangen werden. Jetzt tritt ein sprungweises Längenwachstum nach Verdauung jedes gefangenen Tieres ein. Als Beispiel wird ein Teil der Entwicklung eines solchen Myzels angeführt, die die Wirkung nur zweier „Fleischverdauungen" umfaßt.

21. Febr. Gemme 21 Mikrometerteilstriche lang, die ausgekeimte Langhyphe 80.

22. Febr. 1 Monostyla gefangen.

23. Febr. Verlängerung der Langhyphe mit 129 Mikrometerteilstriche.

24. Febr. Verlängerung der Langhyphe mit 72 „

25. Febr. Keine Verlängerung. 3 weitere Tiere gefangen.

26. Febr. Verlängerung der vorhandenen Langhyphe mit 145 Mikrometerteilstriche und Bildung eines Astes von 43 Mikrometerteilstr. Länge.

27. Febr. Die Haupthyphe verlängert mit 160 Mikrometerteilstriche.

28. Febr. Keine Verlängerung.

29. Febr. Keine Verlängerung.

Aus der früher angegebenen Tabelle wird ersichtlich, wie beschränkt das Wachstum des bei der Gemmenkeimung gebildeten Myzels ist. Zieht man noch in Betracht, daß es viel dünner als die Gemme selbst ist, und daß diese reich mit Reservestoffen versehen ist, und ihr Protoplasma in die Myzelfäden wandert, wird es nicht nötig, andere Nahrungsquellen für das gebildete Myzel als die Gemme selbst anzunehmen.

Es liegen keine zwingenden Gründe vor, auch für das weitere, alle Zeichen einer Verhungerung tragende Leben des Gemmenmyzels Aufnahme von Nährstoffen aus dem umgebenden Medium zu vermuten. Ob die im Wasser vorhandenen organischen Stoffe in das Innere des Myzels eintreten, ist gewiß ebenso schwer zu sagen, wie ob dieselben in den Körper z. B. von Cladophora eindringen; daß diese Nahrung aber, sonst für Pythien ausreichend, im Leben von Zoophagus insidians keine wesentliche Rolle spielt, scheint mir nach den Beobachtungen über die Entwicklung von Gemmenmyzelien zweifellos.

An dieser Behauptung ändern einige wenige mißglückte Versuche, Gemmen in destilliertes Wasser zur Myzelentwicklung zu bringen, nichts. Die übertragenen Gemmen zeigten schon am zweiten Tage Protoplasmadegeneration, nachher gingen sie zugrunde, es kann sein aus Sauerstoffmangel oder Änderung des osmotischen Gleichgewichts oder durch Verletzung.

Zu analogen Folgerungen führen die Beobachtungen über das Verhalten von Myzelstücken, die mit Vegetationspunkt versehen sind. Kleine Stücke (bis 2--3 Gemmenlängen) wachsen der Regel nach nicht mehr ohne Tierfang. Sogar wenn die geschnittenen Stücke genügend lang sind oder aus besonders gut ernährtem Myzel stammen, so wachsen sie nur kurze Zeit nach dem Abschneiden, offenbar nur so weit, als die im Stücke vorhandenen Baumaterialien es gestatten. Der neue Zuwachs konnte nicht einmal die Länge des im Versuche gebrauchten Myzelfadens erreichen. Stattliche Myzelstücke lebten nicht länger als Gemmenmyzelien. Erst bei Tierfang belebt sich die Entwicklung von neuem, und ihr sprungweiser Charakter wird besonders auffallend in Fällen, wenn der Zeitraum zwischen zwei nacheinanderfolgenden Tierfängen länger ist als die nötige Zeit für Verdauung des einzelnen Tieres. Dann tritt eine Pause in dem Wachstum ein, die erst einige Stunden nach erneutem Tierfang unterbrochen wird.

Die Bedeutung des Tierfanges für Zoophagus insidians kann man noch auf andere Weise demonstrieren. Wenn in einer Objektträgerkultur mit Algenprobe nur Rotatorien und kein Myzelfragment vorhanden ist, so vermehren sich die Rädertiere ungestört, und 3—4 Wochen später wimmelt das Wasser von einigen Hundert munteren Tierchen. Legt man in diese Rotatorienkultur ein Myzelstück hinein, so ändert sich das Bild schnell. Tag auf Tag kann man die progressive Entwicklung nach immer reichlicher werdendem Tierfang verfolgen, bis alle Rädertiere dem Pilze zum Opfer gefallen sind. Gleichzeitig hat man einen Beweis, wie bewunderungswürdig die Leistungsfähigkeit der Fangorgane ist.

Dieselbe Ernährungsweise finden wir auch bei Sommerstorffia spinosa[1]). Nach jedem Fang eines Rädertieres wächst ein extramatrikales, von 5—6 dornartigen, als Fangorgane funktionierenden Hyphen bestehendes Myzel aus. Der Rest von der im Panzer des Tieres eingeschlossenen Nährstoffmenge wird zur Ausbildung von Zoosporangien gebraucht, mit denen die Entwicklung dieses Pilzes regelmäßig abschließt. Nach Entstehung der Zoosporangien bleibt das Myzel wochenlang unverändert. Wird inzwischen ein Tier gefangen, erscheint eine neue Gruppe von dornartigen Hyphen, und der Vorgang kann sich mehrmals wiederholen[2]).

3. Geschlechtliche Fortpflanzung.

Schwer realisierbar sind, wie es scheint, jene Bedingungen, die zur Geschlechtsvermehrung bei Zoophagus insidians führen. Eine Geschlechtsvermehrung wurde am Pilze an den übrigen Standorten bisher nicht beobachtet, auch am bayerischen Material trat sie in Objektträgerkultur sehr selten auf, und zwar nur in fünf Kulturen unter einigen Hundert aufgestellten im Laufe vieler Monate.

Oogonien und Antheridien erscheinen terminal auf unverzweigten oder verzweigten Traghyphen, welche ihrerseits auf besonderen — weiblichen und männlichen — Langhyphen ihren Ursprung nehmen. Vereinzelte Oogonien und Antheridien, auf kurzen Traghyphen stehend, findet man meistens an Stellen, wo sich getrenntgeschlechtliche Langhyphen kreuzen. Ob die festgestellte Diklinie in Wirklichkeit ein Bild von einer echten Diöcie ist, ist an einem dichten Netz von Hyphen mit unsicherem Ursprung nicht zu entscheiden.

---

1) N. Arnaudow, Ein neuer Rädertiere (Rotatoria) fangender Pilz (Sommerstorffia spinosa nov. gen., nov. sp.). Flora 1923, Neue Folge, Bd. 116; N. Arnaudow, Untersuchung über Sommerstorffia spinosa. Jahrbuch der Universität Sofia 1923, Bd. XIX, Heft 1a, S. 1—36.

2) Es wäre vielleicht interessant, zu erwähnen, daß bei gleichzeitiger Züchtung in einer und derselben Objektträgerkultur von Zoophagus insidians und Sommerstorffia spinosa, wie das mit dem bulgarischen Material öfters der Fall war, der erste Pilz immer als stärkerer Konkurrent hervortrat und er die Mehrzahl der vorhandenen Tiere fing. Das ist auch begreiflich, da auf dem nach jedem Tierfang neugebildeten Myzel bei Zoophagus insidians viel mehr Fangorgane erscheinen als bei Sommerstorffia spinosa. Außerdem zeigt der erste Pilz sehr oft wochen- und monatelang ausschließlich vegetative Entwicklung, die hier durch die unbegrenzt wachsenden Langhyphen ermöglicht wird. Bei solcher Entwicklung verschiebt sich das Verhältnis noch mehr zugunsten von Zoophagus insidians.

Auf Fig. 4 ist ein besonders deutlicher Fall dargestellt, wo Traghyphen, aus je einer ♂- und ♀ Hyphe stammend, aufeinanderwachsen. Im Anfang ähneln die Traghyphen den Langhyphen vollständig, später unterscheiden sie sich von den letzteren durch wellenartige Krümmungen und unregelmäßige Verzweigung.

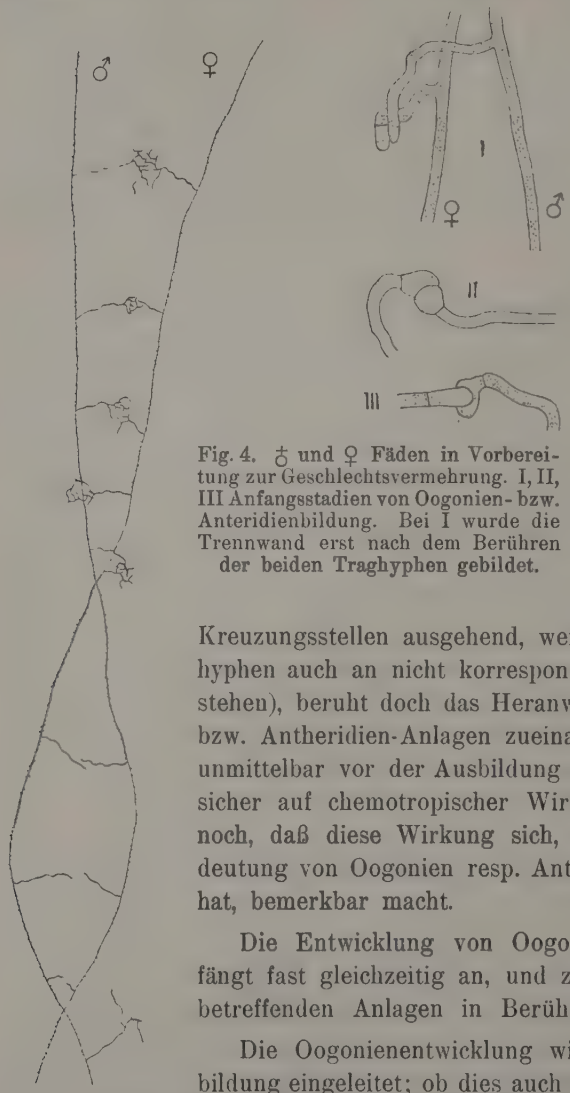


Fig. 4. ♂ und ♀ Fäden in Vorbereitung zur Geschlechtsvermehrung. I, II, III Anfangsstadien von Oogonien- bzw. Anteridienbildung. Bei I wurde die Trennwand erst nach dem Berühren der beiden Traghyphen gebildet.

Wenn auch das Entstehen und das Wachstum von Traghyphen nicht immer chemotropische Wirkung als Voraussetzung braucht (die Sexualfreudigkeit pflanzt sich, von Kreuzungsstellen ausgehend, weiter fort, so daß Traghyphen auch an nicht korrespondierenden Stellen entstehen), beruht doch das Heranwachsen von Oogonien- bzw. Antheridien-Anlagen zueinander und in der Zeit unmittelbar vor der Ausbildung der Geschlechtsorgane sicher auf chemotropischer Wirkung. Beizufügen ist noch, daß diese Wirkung sich, bevor noch eine Andeutung von Oogonien resp. Antheridien stattgefunden hat, bemerkbar macht.

Die Entwicklung von Oogonien und Antheridien fängt fast gleichzeitig an, und zwar erst nachdem die betreffenden Anlagen in Berührung gekommen sind.

Die Oogonienentwicklung wird durch Trennwandbildung eingeleitet; ob dies auch bei Antheridienbildung immer geschieht, blieb nach den bisherigen Beobachtungen fraglich.

Reife Oogonien haben gebräunte Membran. Nur ein Ei in jedem Oogonium. Befruchtungsvorgang nicht verfolgt. Im übrigen wird auf die Abbildungen 4 und 5 verwiesen.

1) Die Merkmale der Geschlechtsvermehrung sprechen eher zugunsten einer Zugehörigkeit des Pilzes zu der Familie Pythiaceae als zu Saprolegniaceae. Zu demselben Schluß führten auch die Merkmale der Zoosporenbildung, wie diese von mir schon früher beobachtet und beschrieben wurden. (N. Arnaudow, Zur

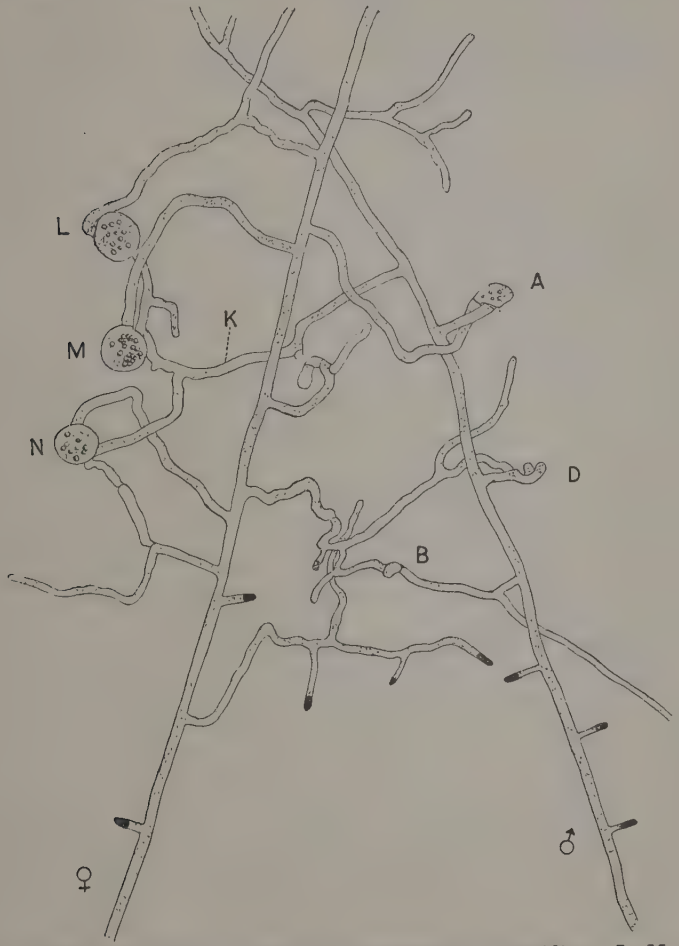


Fig. 5. K Eine Traghyphe versorgt drei Oogonien mit Anteridien. L, M, N Fast reife Oogonien. A, B, D Beginnende Stadien.

Morphologie und Biologie von Zoophagus insidians Sommerstorff. Jahrbuch der Sofianer Universität, 1918/1919—1919/1920, Bd. XV—XVI.) Dieselbe Art von Zoosporenbidung, d. h. Ergießen des Protoplasmas von undifferenzierten Sporangien in das Wasser, wie bei Pythium, habe ich eine Zeitlang auch am bayerischen Material beobachtet. Soviel ich ermitteln konnte, ist die Diplanie für diese Art Zoosporenbildung sonst nicht bekannt, und infolgedessen ist eine Identifizierung

der Zoosporangien mit einem anderen Wasserpilz unmöglich, wollte man mit der Tatsache rechnen, daß im Innern des gefangenen Tieres auch andere Phycomyceten als Mitesser vorkommen dürfen.

Außerdem scheint dieselbe Art von Zoosporenbildung in den Kulturen von Gicklhorn (l. c.) stattgefunden zu haben. In seiner Abbildung F auf Taf. II sehe ich undifferenzierte Zoosporangien, deren Inhalt durch besondere Durchbrechungshyphen entleert worden ist. Was als Konidien angegeben worden ist, scheinen mir ruhende Zoosporen zu sein. Tatsächlich wurde von mir eine Anomalie festgestellt, bei der entweder das erste oder das zweite Schwärmstadium wegfällt, oder sogar mit Cilien ausgerüstete Schwärmsporen, ohne in Schwimmen überzugehen, an der Stelle, wo sie sich formiert haben, zur Ruhe gehen, und dieselbe Anomalie ist noch bei anderen diplanetischen Pilzen beschrieben worden.

Trotzdem möchte ich nicht unerwähnt lassen, was auch im Texte der oben zitierten bulgarischen Abhandlung hervortritt, daß die Beweisführung über die Angehörigkeit der beobachteten Zoosporangien zu Zoophagus insidians bei der angewandten Kulturmethode nicht als lückenlos zu betrachten ist.

Herrn Geheimrat Prof. K. von Goebel, in dessen Institut ich wiederum Arbeitsmöglichkeit und Hilfsbereitschaft fand, sei auch an dieser Stelle der ergebenste Dank ausgesprochen.

München-Nymphenburg, Botanisches Institut.

Über Transplantieren von Moosembryonen.

Von **Nikola Arnaudow.**

Mit 4 Abbildungen im Text.

Bekanntlich wurde bei den bisherigen Transplantationsversuchen mit Pflanzen, die ihrerseits auf der uralten Praxis der Veredelung beruhen, als Reis ein Stückchen Gewebe, oder ein Organ, oder sonst ein Pflanzenteil mit Vegetationspunkt benützt. Vorbedingung zum Gelingen dieser Versuche ist möglichst baldige Heilung der durch das Abschneiden entstandenen Wundflächen durch Kallusbildung. Auf diese Weise sind sogar bei höheren Pilzen Pfropfungen ausgeführt, bei denen es gelungen ist, Verwachsung und weiteres Wachstum von Stiel und Hut, die zwei Pilzspezies angehören, zu erzielen.

Ich kam auf den Gedanken, zu probieren, ob es möglich wäre, Moosembryonen in die Vaginula von Stiefmutterpflanzen zu transplantieren. Die angestellten Versuche fielen günstig aus, und an dieser Stelle wird auf das neue Verfahren aufmerksam gemacht, da auch mit seiner Hilfe die Transplantationsprobleme zu behandeln möglich erscheint. Außerdem werden in der Gruppe der Moose selbst Fragestellungen ermöglicht, deren experimentelle Prüfung zur Aufklärung der physiologischen Beziehungen zwischen Gametophyt und Sporophyt beitragen kann.

Die Versuche wurden nur mit wenigen Moosen gemacht, und zwar mit solchen, die in der nächsten Umgebung von München in passendem Zustand während des Herbstes zu finden waren.

Es wird zuerst berichtet über

1. Transplantieren von Embryonen auf Stiefmutterpflanzen derselben Spezies.

a) Catharinea undulata. Nur unverletzte Vaginula sollte bei den Transplantationsversuchen als Übergeber der Nahrung dienen. Die Vaginula einer Catharinea-Pflanze ragt als 2—2,5 mm langes Röhrchen am oberen Ende des Stengels vor. Wie bekannt, stellt dieses Röhrchen einen Teil von der früheren Embryonalhülle dar und hat

die Aufgabe, in sich das wachsende Sporogonium zu befestigen und für seine Ernährung zu sorgen. Die Wand des oberen Teiles der Vaginula ist im Querschnitt aus 3—4 Reihen etwas dickwandigerer Zellen gebaut und kann nur mechanische Funktion erfüllen. Auch die äußersten Zellen des Sporogoniumstiels in dieser Zone sind nicht als Saugzellen eingerichtet. Unten wird die Wand der Vaginula bedeutend dicker, ihre parenchymatischen Zellen führen reichlich Chlorophyll und Reservestoffe, und die Zellen, die den inneren Raum tapezieren, sind dünnwandig.

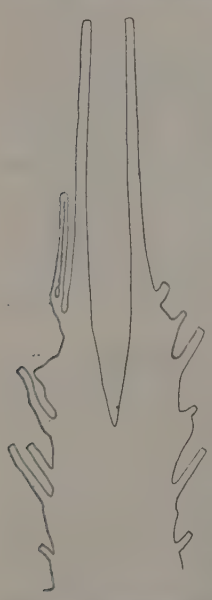


Fig. 1. Längsschnitt durch die Vaginula einer Catharinea-Pflanze.

Der Boden desselben Raumes liegt niedriger als die Insertionsstelle der obersten Blätter, was damit zu erklären ist, daß sich der heranwachsende Embryo mit dem Fuß in das Gewebe des oberen Endes des Stengels einbohrt. Tatsächlich wird die Embryonalhülle bei Catharinea undulata, ebenso wie das bei anderen Laubmoosen schon bekannt ist, aus dem Archegoniumstiel und durch Mithilfe der Stengelgewebe ausgebaut, bei dem der unverändert gebliebene Archegoniumbauch an der Spitze der Kalyptra getragen wird. Die beiliegende Fig. 1 soll einige Verhältnisse veranschaulichen.

Als Empfänger der Nahrung für das gepfropfte Sporogonium diente, wie bei der normalen Entwicklung, der als Fuß bezeichnete Teil des Sporogoniumstiels. Bei Catharinea undulata ist er leicht geschwollen und hat an seiner Peripherie etwas vorgewölbte, nach außen mit verdickter Wand begrenzte und mit dichterem Inhalt gefüllte Zellen. Der Zentralstrang des Stiels erstreckt sich tief nach unten im Fuße, nicht aber die Lufthöhle, die etwa in der Höhe des Randes der Vaginula aufhört. Es ist zu bemerken, daß die äußeren Zellen des Fußes nicht fest die innere Fläche der Vaginula berühren, sondern dazwischen bleiben mit Schleim gefüllte Interzellularien.

Gearbeitet wurde mit Pflanzen von in Töpfen gepflegten Rasen aus natürlichen Standorten.

Die Technik des Transplantierens ist sehr einfach. Man braucht nur geschickt den vorhandenen Embryo, oder noch besser ein vorgeschrittenes Sporogonium — die Vaginula ist in letzterem Falle tiefer — herauszuziehen und an seine Stelle einen fremden Embryo zu stecken. Bei den bisher von mir gemachten Versuchen hatten bei Beginn der

Operation die zur Pfropfung ausgewählten Embryonen jene Grenzgröße erreicht, bei der die Hülle zerreißt. Bei der gewaltsamen Zerreißung der Embryonalhülle im Versuche blieb ihr oberer Teil als Kalyptra des transplantierten Embryos, wie dieser Teil ihm auch bei der normalen Entwicklung gedient hätte. Nach der Behandlung wurden die Objekte — wegen Bequemlichkeit bei der Arbeit waren sie mit möglichster Schonung der Bewurzelung aus der Erde einzeln herausgenommen — von neuem gepflanzt und im feuchten Raum in geschlossenem Glaszylinder oder unter der Glasglocke gelassen. Bald verklebte der Embryofuß mit der Vaginula, und sein Wachstum setzte sich fort. Bei Transplantierungen, die im Anfang September ausgeführt waren, dauerte die Entwicklung der Sporogonien bis zur Ausbildung der Kapsel ungefähr 6 Wochen. Ebensoviel Zeit brauchten die Kontrollpflanzen, um denselben Entwicklungsgrad zu erreichen.

Theoretisch steht den ausgeführten Versuchen nichts im Wege, d. h. wenn Embryonen auf eine Nährpflanze derselben Art übertragen werden. Und in Wirklichkeit sollten diese einführenden Versuche nur zeigen, ob sich die zarten Embryonen die erwähnte Gewaltmaßregel gefallen lassen.

Tatsächlich blieb bei einem bedeutenden Prozentsatz operierter Pflanzen, sei es wegen Beschädigung, sei es wegen Unstimmigkeit zwischen Dicke des Fußes und Breite der Vaginula, die Verwachsung aus. Auch sonst, nur wegen der zweiten der gesagten Ursachen, blieben einige Sporogonien kleiner als die Sporogonien der Kontrollpflanzen. Bei transplantierten Sporogonien trat öfters Frühreife ein. Daß dies keine spezifische Wirkung des Transplantierens ist, bedarf kaum Erwähnung, da gerade Catharinea undulata eine Pflanze ist, deren Sporogonium mit dem in ihm vorhandenen Reservestoffe noch in verhältnismäßig jungem Zustand durch künstliche Eingriffe, wie z. B. auch durch Entfernen der Kalyptra, sehr leicht zur Frühreife zu veranlassen ist. Es erschienen dabei harmonisch verzwergte, volle Reife erreichende Sporogonien, deren Seta nur 4—5 mm lang sein kann und deren Kapsel nicht größer als 1 mm bleibt. Zur Frühreife schreiten auch solche Sporogonien — und das kann das Verhalten der transplantierten Sporogonien gewissermaßen erklären —, die, auf der eigenen Mutterpflanze bleibend, etwas hochgeschoben wurden, bei denen also die Versorgung mit Nährstoffen von der Seite der Vaginula etwas erschwert wurde. Bei einem solchen Versuch mit Pflanzen, die 2—2,5 cm lange, noch spindelförmige Sporogonien trugen, fing die äußerliche Kapseldifferenzierung 5—6 Tage früher an als bei Kontrollpflanzen.

Angesichts dieser Versuche erschien es möglich, die Regenerationsfähigkeit des Sporogoniumfußes auf anderem Weg, als das bisher geschehen ist, von neuem zu prüfen. Es wurde nämlich der Fuß von Embryonen und von in verschiedenem Alter stehenden Sporogonien verschieden lang abgeschnitten und sie an der alten Stelle befestigt. Obwohl die Bedingungen der Kultur gewechselt und eine große Anzahl Pflanzen zu diesem Versuch herangezogen wurden, reparierte nie der Fuß. Es bildeten sich auch nicht Rhizoiden resp. Protonemafäden an der abgeschnittenen Fläche. Statt dessen trat einfache Verheilung ein, bei der nach Absterben der vom Rasiermesser getroffenen Zellen sich die nächstliegenden nach außen wölbten und sich mit dichterem Inhalt füllten. Hier und da, in der Nähe der abgeschnittenen Fläche, erschienen in Vaginulazellen neue Teilungen durch antiklinale Wände (Wundhormonenwirkung?).

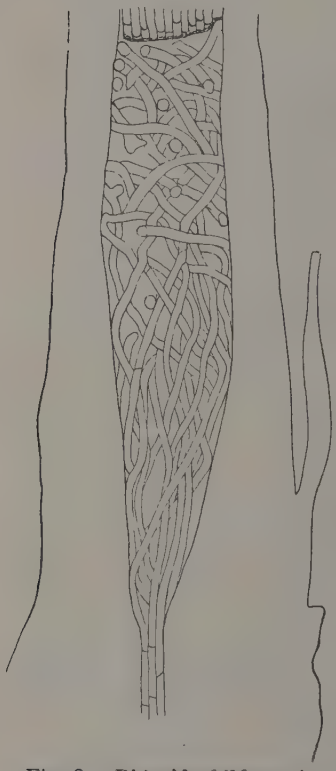


Fig. 2. Rhizoidenbildung im Innern der Vaginula bei Catharinea undulata.

Diesen Mißerfolg, den verwundeten Fuß der Catharinea-Sporogonien zur Rhizoidenbildung zu bringen, wollte ich zuerst in Zusammenhang mit dem Umstand stellen, daß diese Pflanze zu den Moosen gehört, bei denen Correns[1]) keine Chloronema aus der Seta erhalten hat, allein es gelang in einem Fall, Protonemabildung aus Zellen, einer höhergelegenen Zone der Seta angehörend, zu beobachten. Aus einer gebrochenen Stelle der Seta, und zwar etwas höher über den Rand der Vaginula, wuchsen drei chlorophyllführende Protonemafäden. Ihren Ursprung nahmen sie aus inneren Setazellen. Mir scheint das negative Resultat des Versuchs dadurch erklärlich, daß sich in dem ausgewachsenen Fuß — und dieser Teil des Sporogoniums beendigt zu allererst seine Entwicklung — zu wenig Baustoffe aufhalten. Auch bei Dekapitieren des Sporogoniums erschien keine Regeneration im Gebiete des abgeschnittenen Fußes.

1) Correns, Vermehrung der Laubmoose, S. 421.

Anders bei den Zellen, die die innere Höhle der Vaginula bekleiden. Wenn nicht in allen, so doch in beträchtlicher Zahl der Fälle entwickelten sich in dem wegen Abschneiden eines Teils des Fußes freibleibenden Vaginularaum Rhizoiden. Sie entstammten entweder aus Zellen des Bodens des Vaginularaums oder aus seitlichen Zellen. Am Ende füllte sich der Raum mit einem dichten Geflecht von hauptsächlich nach oben gerichteten, chlorophyllosen, verzweigten und mit schrägen Wänden geteilten Fäden [1]).

b) Polytrichum formosum. Leicht ausführbar erwies sich auch das Transplantieren von Embryonen von Polytrichum formosum. Ende September konnte man in der Umgebung von München Pflanzen finden, bei denen die Embryonalhülle noch geschlossen oder soeben zerrissen war. Ein halbes Jahr später zeigten die besterhaltenen übertragenen Sporogonien eine Länge von 6,5 cm und hielten dadurch Schritt mit den Kulturpflanzen.

Die Polytrichum-Arten zeichnen sich durch besonders tiefe Vaginula aus, so daß der Sporogoniumfuß darin mit 4—5 mm seiner Länge steckt. Aus diesem Grunde erscheint mir Transplantieren von Embryonen innerhalb verschiedener Arten einer und derselben Gattung (Polytrichum, Pogonatum), ebenso wie zwischen verschiedenen Gattungen von der Familie Polytrichaceae, durchaus erfolgversprechend.

---

1) Eine Anomalie in der Ausbildung der Embryonalhülle bei Catharinea wurde an Pflanzen aus dem Nymphenburger Schloßpark festgestellt. Die betreffenden Pflanzen standen in Rasen von normalen Pflanzen, deren Sporogonien schon reife Sporen trugen. Die Anomalie bestand in übermäßiger Verlängerung der Embryonalhülle und gleichzeitig in damit verbundener Verlängerung des embryonalen Lebens des Sporophyten, wenn wir als embryonales Leben den Zeitraum bis zum Zerreißen der Embryonalhülle, womit das Sporogonium, den Zusammenhang mit der Mutterpflanze beibehaltend, in unmittelbare Beziehung mit der Außenwelt gelangt, betrachten.

Die Abrißstelle fehlte, und die Hülle hatte eine Länge von 1,5 cm erreicht. Im Querschnitt des Stiels des darin liegenden, in der Zeit, als die Pflanzen gegesammelt wurden, schon toten Sporogoniums — Kapselteil war nicht differenziert — fiel auf, daß auch Zellwände bedeutend dicker erschienen, die bei der normalen Entwicklung dünn bleiben, was auf andersartige Verwendung der im Sporogoniumstiel vorhandenen Baumaterialien nach Ausbleiben der Kapseldifferenzierung hinweist. Die Embryonalhülle selbst war in ihrem Kalyptrateil ebenso derb ausgebaut.

Nun ist diese Beobachtung mit der Frage, wie das Sporogonium ernährt wird — ob durch eigene Assimilationsarbeit oder als Parasit —, in Zusammenhang zu stellen. Es ist klar, daß bei dieser Anomalie das Sporogonium zweifellos als Parasit ernährt worden ist bis zu einer Größe, bei der sonst nicht selten Kapseldifferenzierung erfolgt. Und daß die geschlossenen Sporogonien noch Baumaterialien zu anormaler Verdickung von Zellwänden verschwendet haben, wurde erwähnt.

Interessanter sind Versuche über

2. Transplantieren von Embryonen auf Stiefmutterpflanzen anderer Spezies.

Es zeigte sich bald, daß Catharinea undulata besonders geeignet ist als Stiefmutterpflanze zu dienen. Solange bei anderen Moosen, wie Funaria, Dicranum, Polytrichum, Mnium, bald nach dem Zerreißen der Embryonalhülle das Herausziehen des Sporogoniums dadurch erschwert wird, daß sein Stiel vom oberen Ende der Vaginula festgehalten wird, ist das Sporogonium bei Catharinea undulata lange Zeit nachher leicht von der Mutterpflanze trennbar, so daß nach seinem Herausziehen die Vaginula unbeschädigt bleibt. Sogar reife Sporogonien von Pflanzen, die im feuchten Raum gezogen wurden, ließen sich leicht herausziehen, und folglich zeigten sich auch solche Pflanzen als für Versuchszwecke passend.

Nun wurden am 8. Oktober Embryonen von Mnium hornum, die soeben ihre Hülle zerrissen hatten, auf Catharinea-Pflanzen übertragen. Diese verwuchsen mit der Stiefmutter und setzten ihr Wachstum fort. 3 Wochen später zeigten sie dieselbe Verlängerung von 3—4 mm wie die Kontrollpflanzen. Leider erwiesen sich nachher die vorhandenen Kulturbedingungen als ungünstig für die weitere Entwicklung der Sporogonien. Die Kontrollpflanzen von Mnium hornum erholten sich erst Ende Januar, die Versuchspflanzen nicht mehr — diese wurden etwas feuchter gehalten und entkräfteten sich während der Monate, in denen die schwachen Lichtintensitäten andauerten,durch Ausbildung von etiolierten Sprossen aus ruhenden Astanlagen.

Besserer Erfolg wurde erreicht bei der Kombination Dicranum scoparium und Catharinea undulata.

Als Unterlage bei diesen Pfropfungen, die in zwei Serien, je aus 20 Pfropfungen bestehend, am 15. Oktober ausgeführt wurden, dienten mittelstarke Catharinea-Pflanzen, deren beblätterter Teil eine Länge von 1—1,5 cm hatte. Die entfernten eigenen Sporogonien besaßen eine Länge von ca. 1 cm, was auf ein Alter von ungefähr 4 Wochen, vom Moment der Embryonalhüllenzerreißung an, hindeutet Diesmal wurden die operierten Pflanzen während der ganzen Zeit im Verbande ihres Rasens auf dem eigenen Substrat, mit dem die Rasen in Töpfe verpflanzt wurden, gelassen, da mehr Wert auf die Erhaltung der guten Bewurzelung gelegt wurde. Als Reis dienten Embryonen aus soeben von dem natürlichen Standorte im Walde bei Kirchseeon mitgebrachten Dicranum-Pflanzen. Es sei bemerkt, daß die Embryonen von Dicranum scoparium

in der Embryonalhülle so lange bleiben, bis sie eine Größe von 6—8—10 mm erreichen, von denen 2—3 mm auf den Embryofuß fallen. Dieser hat die gleiche Dicke und ähnliche Form — nur etwas zugespitzter — wie der Embryofuß bei Catharinea. Die Pflanzen wurden im feuchten Raum weiterkultiviert, und zwar eine Zeitlang in einem nördlich gelegenen Kulturhaus und seit 2. Januar in einem viel helleren Arbeitszimmer. Bei gleichen Züchtungsbedingungen blieben als Kontrolle normale sporogonientragende Pflanzen von Dicranum scoparium und Catharinea undulata.

3 Wochen nach der Pfropfung zeigten die Sporogonien einen Zuwachs von 6—7 mm, sie machten fast den Eindruck, als ob sie etwas schneller wüchsen als die Sporogonien der Dicranum-Kontrollpflanzen. Im weiteren Verlauf des Versuchs traten greifbare Wachstumshemmungen ein, unter denen besonders operierte Pflanzen, wie das ja begreiflich ist, litten. Es zeigte sich, daß der Winter wegen Mangels an den nötigen Lichtintensitäten nicht gerade die passendste Jahreszeit für diese Moskulturen war. Die dargebotenen Kulturbedingungen, ohne die übliche Winterruhe dieser Pflanzen zu gestatten, reichten auch nicht für ihre normale Entwicklung. Verratende Merkmale in dieser Beziehung waren die während des Winters erschienenen stark etiolierten Sprosse bei Dicranum und das Austreiben ähnlicher, heliotropisch sehr empfindlicher Sprosse aus ruhenden Astanlagen bei Catharinea undulata. Viele übertragene Sporogonien, auch einige den Kontrollpflanzen (Dicranum) angehörend, gingen während dieser Zeit zugrunde. Andere verfielen in einen Zustand der Starre, so daß diese Sporogonien, ohne ihr Leben einzubüßen (Prüfung durch Plasmolyse am 14. Februar), lange Zeit kein Wachstum mehr zeigten.

Anfangs Februar hatten zwei am besten wachsende transplantierte Sporogonien ihre definitive Länge erreicht. Am 9. Februar war der Kapselteil eines dieser Sporogonien soweit ausgewachsen, daß seine Kalyptra zerriß. In demselben Entwicklungsstadium befanden sich die Sporogonien der Dicranum-Kontrollpflanzen. (Die Catharinea-Kontrollpflanzen waren mit der Kapselausbildung schon im Dezember fertig.)

Am 20. Februar erreichte das zweite Sporogonium dieselbe Entwicklungsstufe.

Gegen den 15. März war das schöngefärbte Peristom bei den beiden Kapseln äußerlich gut sichtbar.

Anfangs April war die Entwicklung dieser zwei Sporogonien beendigt. Mitte Mai konnte man erwarten, daß die Sporen ausgereift sind, dann wurde der Versuch unterbrochen.

Die erste Frage, die bei der Untersuchung der transplantierten Sporogonien auftauchte, war natürlich die, ob eine Beeinflussung von der Seite der Stiefmutterpflanze ausgeübt worden ist. Betrachten wir vergleichend diese Sporogonien mit denen der Dicranum-Kontrollpflanzen.

Es sei zuerst gesagt, daß der Größe nach die ersten etwas hinter den normalen blieben. So maß ich bei der Seta eines der reifen transplantierten Sporogonien eine Länge von 36 mm, bei dem anderen 33 mm, während der Mittelwert bei Kontrollpflanzen 47,3 mm betrug. Die Kapsel eines gepfropften Sporogoniums hatte eine 3 mm lange Urne,

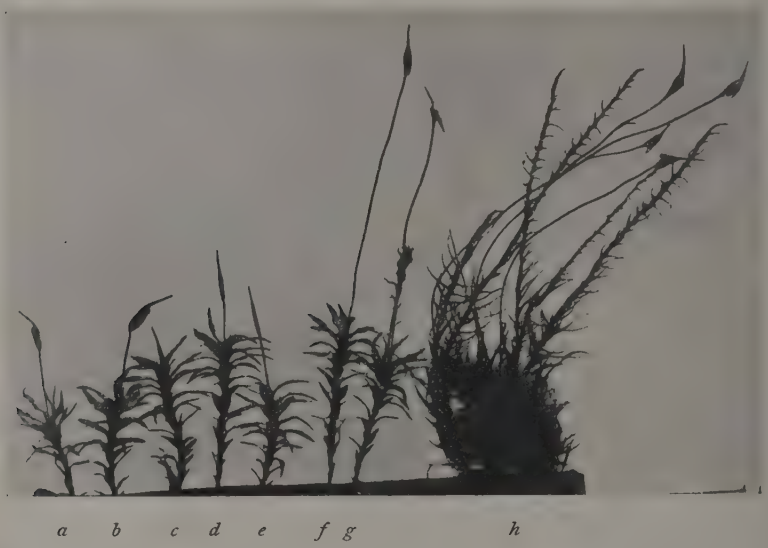


Fig. 3. *a*, *b* Kontrollpflanzen von Catharinea undulata; *c* Catharinea undulata mit transplantiertem, nicht ausgewachsenem Embryo von Dicranum scoparium. *d*, *e* Catharinea undulata mit transplantierten Embryonen von Dicranum scoparium. Die Sporogonien zeigen die Größe, die sie 3 Wochen nach der Pfropfung erreichten. *f*, *g* Catharinea undulata-Pflanzen mit auf ihnen aus transplantierten Embryonen von Dicranum scoparium ausgewachsenen, reifen Sporogonien: *h* Kontrollpflanzen von Dicranum scoparium.

die des andern nur eine 1,5 mm lange. Die Kapsel war von konischer Form, sie besaß also sehr schwach ausgeprägte Dorsiventralität. Unter denselben Grenzen, aber auch nach oben, bewegte sich die Größe der Kapsel bei Kontrollpflanzen. Kapseln mit fast konischer Form und mit degenerierten Sporen — ein Zeichen mangelhafter Entwicklung — waren auch an der Seite der Kontrollpflanzen zu sehen.

Die Kapsel einer der reifen, gepfropften Sporogonien wurde auch innerlich untersucht. Sie zeigte ziemlich normal ausgebildetes Peristom.

Eine Überraschung war es, festzustellen, daß im Innern derselben Kapsel, die vor der Untersuchung noch fest mit Operculum geschlossen war, sich gekeimte Sporen befanden (Fig. 4). Einige Sporen hatten einen Protonemafaden ausgebildet, der 3—4 Sporendurchmesser maß und schon durch Querwände geteilt war. Andere schickten sich soeben zum Auskeimen an. Die hier als Anomalie eingetretene Keimung der Sporen innerhalb der ungeöffneten Kapsel ist gewissermaßen als parallele Erscheinung jener Entwicklung aufzufassen, die bei anderen Moosen (z. B. Dicnemon, Eucamptodon) regelmäßig zur Ausbildung von Zellkörpern innerhalb der Sporogonien anstatt einzelner Sporen führt[1]). Allein bei den letzteren ist es noch nicht ermittelt, ob einmal fertig alsSporen ausgebildete Zellen ihre Keimung und weitere Entwicklung ergreifen, oder aber ob das Stadium einzelliger fertiger Sporen übersprungen wird und Sporenmutterzellen durch andersartige Teilung die in den geschlossenen Kapseln vorhandenen Zellkörper produzieren. Und im obenangeführten Fall von „Viviparie“ ist zweifellos, daß als Ausganspunkt für Protonemabildung einzelne Sporen gedient haben. Eine ursächliche Erklärung dieser Erscheinung vermag ich nicht zu geben. Es scheint mir möglich, daß besonders reicher Zustrom von Nährstoffen zu den ausgebildeten Zellen — ungefähr die Hälfte von den Sporen in der betreffenden Kapsel waren verkümmert — und der Umstand, daß die Kapsel auch nach der Reife im feuchten Raum stand, die Keimung verursacht haben. Jedenfalls fand sich keine Keimung in sechs untersuchten Kapseln von Dicranum- und Catharinea-Kontrollpflanzen[2]). Bei diesen war die Zahl der degenerierten Sporen freilich durchaus gering, oder solche fehlten vollständig.

Fig. 4. Im Innern einer geschlossenen Kapsel von Dicranum scoparium gekeimte Sporen.

---

1) Goebel, Organographie der Pflanzen, II, 2, S. 782—785.

2) Gekeimte Sporen fanden sich auch nicht in den Sporogonien solcher Pflanzen von Dicranum scoparium, die, aus einer ständig feucht gehaltenen Kultur stammend, nachher noch 4 Wochen mit in Wasser untergetauchten Stengeln und in geschlossenen Glaszylinder blieben. Eine Vorbereitung zur Keimung war doch vorhanden. Die Sporen bildeten Chlorophyll, und eine beträchtliche Anzahl von ihnen war bis 3 Sporendurchmesser vergrößert. Eine Ruheperiode besitzen die Sporen von Dicranum scoparium allerdings nicht. So war es möglich, aus

Diese abweichenden Merkmale der beiden aus transplantierten Embryonen gezogenen Sporogonien sind nur mit einer mangelhaften Ernährung erklärlich. Von einer Beeinflußung im morphologischen Sinne also, wie dies ja nach den Erfahrungen bei den bisherigen Pfropfversuchen nicht zu erwarten war, kann keine Rede sein. Wohl sind aber physiologische Änderungen beim Transplantieren von Moosembryonen möglich. Für ihre Feststellung reichen natürlich die von mir gemachten Probeversuche nicht aus.

Was die Verbindung zwischen Unterlage und Reis betrifft, so ist zu bemerken, daß sie bei transplantierten Sporogonien dieselbe bleibt wie normal, d. h. sie beruht auf einfachem Kontakt zwischen Sporogoniumfuß und Vaginula. Infolgedessen ist die Verbindung im Versuche desto vollkommener, je besser sich die Form und die Größe des Embryofußes der Form und der Größe des Vaginularaumes anpaßt, und da ein nachträgliches Wachstum des Fußes mit der Tendenz, den vorhandenen leeren Raum auszufüllen, nie beobachtet wurde und vielleicht nie zustande kommt, bleibt eine im Anfang zugelassene mangelhafte Verbindung dauernd als schwacher Punkt der operierten Pflanze.

Catharinea undulata und Dicranum scoparium gehören zwei verschiedenen Familien — Polytrichaceae und Dicranaceae — an, die im System der Moose ziemlich weit voneinander stehen. Wenn bisher nur Pfropfungen höchstens innerhalb der Angehörigen einer und derselben Familie gelungen sind, wie ich zu wissen glaube, so wird mit dem erzielten Erfolg die Grenze der Transplantationsmöglichkeit um ein Stück erweitert, vorausgesetzt, daß die Einheit der Familie im System der Moose denselben systematischen und phylogenetischen Wert hat wie bei den Blütenpflanzen, bei denen die meisten Erfahrungen, was Transplantieren anbelangt, gewonnen sind.

---

geschlossenen Kapseln herausgenommene Sporen, die unlängst gereift sein sollten, zur Keimung in Wasser mit Erdpartikelchen auf Objektträger innerhalb 2—3 Tagen zu bringen.

München-Nymphenburg, Botanisches Jnstitut.

Zur Frage nach den Bedingungen der Konjugation bei der Gattung Spirogyra.

Von **Wilhelm Benecke.**

V. Ulehla hat neuerdings einige wichtige Untersuchungen über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf das Vorkommen von Süßwasseralgen veröffentlicht[1]). In den folgenden Zeilen soll nicht auf die Gesamtheit der von dem genannten Forscher behandelten Fragen eingegangen werden, um so weniger, als eine genauere Darstellung der Ergebnisse und der Versuchsmethodik von ihm für später in Aussicht gestellt wird, vielmehr soll nur zu dem folgenden Satze Ulehlas in Kürze Stellung genommen werden:

„Die Ergebnisse Beneckes 1908, nach denen die Konjugation bei Spirogyra bei Stickstoffmangel eintritt, konnte nach den Forschungen auf den Teichen in Eisgrub, Südmähren, nicht bestätigt werden. Es wird aber eben an diesem Beispiel gezeigt, daß ein gemeinschaftlicher Faktor in beiden Fällen bestimmend sein könnte. und zwar die Wasserstoffionenkonzentration des Wassers."

Ich beginne mit einem kurzen geschichtlichen Abriß: In seinen Untersuchungen über die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen gibt Klebs[2]) an, daß zu den wichtigsten morphogenetischen Bedingungen für Konjugation und Zygotenbildung bei Spirogyra die Belichtung zu rechnen ist; sie wirkt hierbei nicht lediglich als ernährender Faktor, denn Rohrzuckergaben können die Belichtung nur unvollkommen ersetzen, sondern sie hat noch eine andere, vorläufig unbekannte Funktion dabei zu erfüllen. Die Temperatur soll für den genannten Prozeß bedeutungsvoll sein, indem Temperaturerhöhung, z. B. auf 26°, ihn beschleunigt, obwohl der Schwellenwert niedrig sein kann: Bestimmte Arten (Sp. inflata) können schon zwischen 6 und 8° Zygoten bilden[3]).

1) Ber. d. d. bot. Ges. 1923, 41 (20). Studia Mendeliana 1923, 25 S. — Die letztgenannte Arbeit ist in tschechischer Sprache geschrieben und mir darum unverständlich. Ich muß mich auf die Berücksichtigung der kurzen deutschen Zusammenfassung (S. 19—23) beschränken.

2) Jena 1896. Vgl. auch Oltmanns, F., Morph. u. Biol. d. Algen, Jena 1923, Bd. 3, S. 147.

3) Vgl. dazu auch West, G. S. u. W., Ann. of bot. 1898, **12**, 29.

Was die Ernährung angeht, so soll vorherige kräftige Ernährung mit organischen Stoffen unerläßlich sein, weshalb sich zur Erzwingung der Zygotenbildung Züchtung in Rohrzuckerlösungen bei heller Beleuchtung bewährt hat. Bei Kohlensäureausschluß und dadurch bewirkter Hemmung der Assimilation konnte Klebs nie eine Spur von Zygotenbildung finden[1]). Die Nährsalze andererseits sollen nach Klebs einen hemmenden Einfluß ausüben; denn in Knopscher Nährlösung von 0,1%iger Konzentration zeigte Sp. inflata trotz günstigster Lichtzufuhr keine Zygoten. Sp. varians konjugierte noch in 0,05%iger Knopscher Nährlösung, nicht aber in 0,2%iger.

Sp. fluviatilis, die im Gegensatz zu ihren allermeisten Gattungsgenossen das fließende Wasser bevorzugt, lebt in solchem immer steril, fruktifiziert aber vielfach nach Überführung in stehendes Wasser; Klebs vermutet, daß im fließenden Wasser die zwar geringfügige, aber stete Zufuhr von Nährsalzen, ferner wohl auch die gute Durchlüftung und niedere Temperatur das vegetative Wachstum im Gegensatz zur Fruktifikation begünstigt.

So ergeben die Klebsschen Studien spezifische Unterschiede zwischen den einzelnen Arten und zeigen ferner, daß die Zygotenbildung, wie jeder andere Vorgang, nicht von einem, sondern immer von einer ganzen Anzahl verschiedener Faktoren beherrscht wird, die sich in ihrer gleichzeitigen oder aufeinanderfolgenden Wirkung entweder summieren oder durchkreuzen. Einen einzigen dieser Faktoren als den allerwichtigsten oder gar allein ausschlaggebenden hinzustellen, geht somit nicht an.

Nachdem ich selbst[2]) etwa zwei Jahre nach dem Erscheinen des Klebsschen Werkes gefunden hatte, daß bei manchen Grünalgen, Vaucheria, Mougeotia, Staurospermum, durch Mangel an stickstoffhaltigen Nährsalzen Zygotenbildung ausgelöst werden kann, falls die anderen Lebensbedingungen günstig dafür sind, suchte ich später auch für Spirogyra den Klebsschen Befund von der die Fruktifikation hemmenden Wirkung der Nährsalze dahin zu präzisieren, daß es die stickstoffhaltigen Nährsalze, nicht etwa Kali oder phosphorsaure Salze seien, welche die Frage, ob bei Spirogyra vegetatives Wachstum oder Zygotenbildung erfolgt, gemeinsam mit andern Faktoren regulieren[3]). Ich beobachtete im Teich des Kieler botanischen Gartens in den ersten Märztagen sterile Watten von Sp. communis, die offenbar wegen der niederen Temperatur nicht damals schon in der freien Natur konju-

1) Vgl. auch Hemleben, H., Arch. f. Bot. 1922, **2**, 249, 261.
2) Bot. Ztg. 1898, **56**, I, 83.
3) Int. Rev. d. ges. Hydrobiologie 1908, **1**, 533.

gierten, sondern erst nach Mitte Mai. Wurden sie jedoch in großen Glasgefäßen im warmen Laboratorium gehalten, so schritten sie alsbald zur Konjugation, außer wenn ihrem Kulturwasser stickstoffhaltige Nährsalze, entweder Ammoniumsalze oder Nitrate, beigegeben wurden; in diesem Fall wuchsen sie vegetativ. In diesen Versuchen wirkte also die Temperaturerhöhung als die Zygotenproduktion auslösender Faktor, dessen Wirkung aber durch die genannten Nährsalze paralysiert werden konnte. Ich betonte auch scharf, daß nicht etwa jede Spirogyra einfach durch Stickstoffentzug zur Zygotenbildung gezwungen werden kann — es lag mir ganz fern ein „Rezept" dafür zu geben. Vielmehr gelang es mir lediglich bei solchen Spirogyren, die sonst fruktifiziert haben würden, durch Ernährung mit Stickstoffsalzen die Fruktifikation zu hemmen. — Des weiteren suchte ich Gründe dafür ins Feld zu führen, daß auch bei den Erscheinungen des Auftretens der Spirogyren in freier Natur, die vielfach periodischen[1]) Charakter haben, das Ausmaß der stickstoffhaltigen Nährsalze einen wesentlichen regulierenden Faktor darstelle, sei es nun, daß diese Nährstoffe aus diesem oder jenem Grund ins „absolute Minimum" gerieten, oder daß andere in Frage kommende Standortfaktoren ein günstigeres Ausmaß für die Zygotenbildung erlangten und so jene Salze trotz gleichbleibender absoluter Menge ins relative Minimum gedrängt würden[2]).

Diese Befunde wurden in der Literatur gelegentlich auch von anderen Forschern zu Erklärungsversuchen herangezogen. So vermutet H. Plaetzer[3]), daß die von ihr studierte Spirogyra, die aus dem Veitshöchheimer Teich bei Würzburg stammte, deshalb an ihrem Standort immer steril gewesen sei, weil das Wasser des genannten Teiches stark durch Exkremente von Schwänen und Fischen gedüngt und darum wohl reich an assimilierbaren N-Verbindungen gewesen sei.

Die Frage, inwieweit etwa die chemische Reaktion der Nährlösung die uns interessierenden formativen Prozesse der Spirogyren mit beeinflußt, wurde in den bis jetzt genannten Arbeiten stark vernachlässigt. Klebs selbst scheint sie gar nicht aufgeworfen zu haben. Molisch[4]) veröffentlichte im selben Jahr, in dem das Werk von Klebs erschien, seine bekannten Versuche, in denen er nachwies, daß viele Algen gegen saure Reaktion ihres Mediums sehr empfindlich sind: In einer Lösung, die neben neutral reagierenden Nährsalzen 0,02%

1) Lit. bei Copeland, W. F., Bot. Gaz. 1909, **47**, 9.
2) Kritik bei Oltmanns, l. c. Bd. **3**, S. 426.
3) Verh. phys. med. Ges. Würzburg 1917, N. F., **45**, 31.
4) Akad. Wiss. Wien, math. nat. Kl. 1896, **105**, 633.

Monokaliumphosphat führte, deren pH also bei 4,7 bis 5 lag, gingen Spirogyren wie andere Algen schnell zugrunde. Ersetzte er das saure Kaliphosphat durch ein Gemisch gleicher Volumina äquimolarer Lösungen des Monokaliumphosphates und des Trikaliumphosphates — bot er also 0,02 % Dikaliumphosphat —, so blieben nunmehr die Algen bei einem pH von 7 oder etwas mehr am Leben und wuchsen kräftig weiter. Von mir wurde dann darauf hingewiesen, daß die verschiedenen Algen sich in ihren Ansprüchen an die Reaktion verschieden verhalten dürften, und seit der Zeit wurde in vielen algologischen Arbeiten auf diesen Punkt hingewiesen[1]). In meinen obengenannten Versuchen, in denen die Zygotenbildung bei Spirogyra durch Darbietung vollständiger, stickstoffhaltiger Nährlösungen unterdrückt wurde, hatte ich Nährlösungen mit einem pH von 7 oder etwas mehr verwendet und gleichzeitig darauf hingewiesen, daß geringfügige Abweichungen nach beiden Seiten hin keinen wesentlichen Einfluß auf die Zygotenbildung zu haben schienen.

Immerhin besagen solche Äußerungen, gemessen an den Ansprüchen der heutigen Zeit, nicht allzuviel; eine genaue Feststellung der aktuellen Azidität unterblieb, und der Gang der chemischen Reaktion während der Dauer der Versuche wurde nicht kontrolliert. Überhaupt war ja damals die Zeit noch nicht gekommen, in welcher die Physiologie in der Bestimmung von Wasserstoffionenkonzentrationen schwelgte. — Bei dieser Lücke setzen nun die eingangs erwähnten Studien Ulehlas ein. Er ist der Meinung, daß lediglich die Wasserstoffionenkonzentration darüber entscheidet, ob vegetatives Wachstum oder Zygotenbildung bei Spirogyra erfolgt. Die heutige Unkenntnis in diesen Fragen, so sagt er, rührt daher, daß man bisher nicht versucht hat, die verschiedenen Erscheinungen auf einen einzigen Faktor, nämlich pH zurückzuführen, sondern nach einer Fülle von Einzelfaktoren gesucht hat. Spirogyren gelten bekanntlich als Algen, die kalkfreie Wässer bevorzugen[2]), d. h., wie wir heute wissen, solche Wässer, die arm an Kalziumkarbonat sind und deshalb nicht entschieden alkalisch reagieren. Ulehla erweitert nun diese Kenntnisse durch den Nachweis, daß die Grenze für das Leben der Spirogyra nach der sauren Seite hin etwa bei pH 5 bis 6, daß das Optimum für ihr vegetatives Wachstum bei 7,02 bis 7,3 pH liegt, und daß Zygoten lediglich bei stärkerer Alka-

1) Artari, A., Jahrb. wiss. Bot. 1906, **43**, 177; Richter, O., Ernährung der Algen, Leipzig 1911; Pringsheim, E., Cohns Beitr. z. Biol. 1912, **11**, 305; 1913/14, **12**, 1, 49, 413.

2) Meyer, A., Erstes mikrosk. Praktik. 1915, 3. Aufl., S. 22.

leszenz des Wassers gebildet werden können. Bei 7,7 bis 7,9 liegt nach Ulehla die untere Zygotengrenze, bei 8 stehen alle Wachstumserscheinungen still, bei 8,5 erfolgt der Tod. Denkt man nun daran, daß Spirogyren i. A. Algen stehender Gewässer sind und daß in solchen, im Gegensatz zu fließenden, wie Ulehla betont, pH mehr oder minder schwankt, so ließe es sich wohl verstehen, daß dieser schwankende Faktor die Algen veranlaßt, entweder vegetativ oder fruktifikativ zu wachsen.

Werfen wir nun nochmals einen Blick auf die schon erwähnte Literatur, so läßt sich nicht leugnen, daß manche Tatsachen sich sehr wohl im Sinn Ulehlas umdeuten lassen. Klebs verwendete stets die sauer reagierende Knopsche Nährlösung, um seinen Versuchsobjekten Nährsalze zuzuführen; deren pH dürfte sich wenigstens bei Versuchsbeginn um 5 bewegt und auch in den schwächsten von ihm verwendeten Konzentrationen nicht über 6 erhoben haben. Und wenn auch anzunehmen ist, daß die Lösungen während des Versuchs durch Nitratverarbeitung allmählich neutral oder alkalisch geworden sind, oder daß manche Algen einen Vorrat an Karbonaten besessen haben mögen und auf diese Weise der pH sich nach der alkalischen Seite hin verschoben haben könnte, so läßt sich, da früher auf diese Dinge kaum geachtet wurde, doch nichts Bestimmtes darüber sagen, und die Möglichkeit, daß die Knopsche Nährlösung bei Klebs nicht sowohl durch Nährsalzzufuhr als durch ihre saure Reaktion die Zygotenbildung verhindert habe, muß Ulehla unbedingt zugegeben werden. Wenn ferner gute Beleuchtung die Zygotenbildung fördert, so könnte der Zusammenhang der sein, daß sie die Assimilation des CO_2 steigert, dieses zum Verschwinden bringt und das Wasser alkalisch macht. Auch die oben gestreifte Beobachtung Plaetzers über mangelnde Zygotenbildung im Teich von Veitshöchheim könnte auf die Reaktion des Wassers in diesem Teich zurückgeführt werden, falls dort pH weniger als 7,8 betragen sollte. Zweifellos beachtenswert ist ja die Angabe von Plaetzer, daß es ihr nicht gelang, Spirogyra in Leitungswasser zu halten, was bei einer Cladophora keine Schwierigkeiten machte. Da nun nach Ulehla das Wachstumsoptimum für Cladophora bei etwa 7,8 pH liegt, also im Vergleich zu dem der Spirogyren stark nach der alkalischen Seite geschoben ist, so liegt es jedenfalls nahe, anzunehmen, daß das Versagen der Spirogyra in Leitungswasser nicht auf schädliche Beimengungen in diesem, sondern auf ungünstigen pH zurückzuführen ist, umgekehrt das gute vegetative Gedeihen im natürlichen Teichwasser nicht nur auf gute Ernährung, die ja selbstverständlich auch gewährleistet sein muß, sondern auch auf

einen das vegetative Wachstum fördernden, die Zygotenbildung aber nicht erlaubenden Aziditätsgrad des natürlichen Standortwassers. — Einige weitere Angaben aus der Literatur, die hierher gehören, sind die folgenden: In einer ganz neuerdings erschienenen Arbeit über die Algen-Ökologie erwähnt Gaidukow[1]), daß Spirogyra mirabilis, aus dem Moorwasser ihres natürlichen Standortes in Leitungswasser übertragen, Parthenosporen gebildet habe. Es ist sehr leicht möglich, daß hierfür neben anderen Faktoren besonders auch die Verschiebung des pH nach der alkalischen Seite verantwortlich zu machen war.

Ferner sei kurz auf die Arbeit von F. Knoke[2]) über das Auftreten des Volvox aureus im Gartenteich des Botanischen Gartens zu Münster hingewiesen. Sie machte die merkwürdige Beobachtung, daß Spirogyra den Volvox „verdrängt", d. h. daß beide nicht nebeneinander und gleichzeitig im vegetativen Wachstum zu finden sind, daß vielmehr Volvox erst dann auftritt, wenn Spirogyra Zygoten bildet. Da nun Volvox aureus offenbar recht deutlich alkalische Reaktion für sein vegetatives Wachstum bevorzugt — genauere Angaben darüber stehen noch aus —, könnte die Erklärung des Knokeschen Befundes einfach darin liegen, daß das pH-Optimum für die vegetative Vermehrung des Volvox mit dem Optimum der Zygotenbildung für Spirogyra sich deckt, und daß eine etwas stärker saure Reaktion des Wassers den Volvox zum Verschwinden bringt und bei Spirogyra vegetatives Wachstum auslöst. Endlich sei auf die bekannte Erscheinung hingewiesen, daß in flachen Teichen sich Spirogyra oft zuerst in einiger Entfernung von der Oberfläche, nahe dem Boden, zu vegetativen Watten entwickelt, die dann nach oben steigen, um an der Oberfläche zu fruktifizieren. Untersucht man nun den pH des Wassers am Boden und an der Oberfläche, so wird man wegen des verschiedenen CO_2-Gehaltes große Unterschiede finden. In einem bestimmten Fall fand ich an einem solchen Spirogyra-Standort 20 cm unter der Oberfläche, dicht über dem Boden, pH gleich 7,2, an der Oberfläche aber zur selben Zeit — am Abend eines schönen Julitages — gleich 8,9. Daß der während des Aufsteigens der Watten erfolgende Anstieg des pH der zygotenbildende Reiz sein könnte, leuchtet ein. Auch die Tatsache, daß Spirogyra fluviatilis in fließendem Wasser, dessen pH kaum schwankt, nicht fruktifiziert, läßt sich ungezwungen hier einordnen. Aus solchen und vielen anderen Beobachtungen gewinnt man den Eindruck, daß tatsächlich Ulehla im Recht ist, wenn er den pH in seiner Bedeutung für Verbreitung und

1) Arch. f. Bot. 1924, **6**, 112.
2) Ebenda 405.

morphogenetische Prozesse der Algen stark betont. Vielleicht ist die von manchen Forschern schon beklagte Tatsache, daß Spirogyra sich so schwer kultivieren läßt[1]), in erster Linie auf ein ungemein feines Reaktionsvermögen vieler Spezies dieser Gattung gegenüber dem pH der Lösung zurückzuführen. Und wenn der von v. Wettstein[2]) empfohlene Torfagar oft so ausgezeichnete Ergebnisse bei der Kultur vieler verschiedener Algen liefert, so dürfte das jedenfalls zum Teil auch auf die gute Pufferung solcher Substrate zurückzuführen sein.

Ich wende mich nun der Frage zu, ob der pH der Nährlösung oder des Standortwassers, mag er noch so wichtig sein, für sich allein eine so entscheidende Rolle in diesen Fragen spielt, daß alle anderen Faktoren ganz hinter ihm zurücktreten. In einigen meiner damaligen Versuche, aus denen ich auf einen Antagonismus zwischen Zygotenbildung und Stickstoffzufuhr schloß, verwendete ich als N-Quelle Ammoniumsalze, und da diese physiologisch sauer sind, könnte durch die infolge des Stoffwechsels der Algen allmählich eintretende Säuerung dieser Lösungen, nicht aber, wie ich glaubte, durch ihren Gehalt an assimilierbaren Stickstoffverbindungen die Zygotenbildung unterdrückt worden sein. Man kann sich jederzeit leicht davon überzeugen, daß in Nährlösungen, die Ammoniumsalze führen und deren pH zunächst bei etwa 7 liegt, sobald sie nur einigermaßen reichlich mit Spirogyren beschickt werden, pH schon in kurzer Zeit bis auf 4,5 sinken kann und die Algen absterben, gleichgültig, ob man Ammoniumchlorid, -sulfat oder -nitrat verwendet. In anderen Versuchen aber habe ich damals als N-Quelle Nitrate verwendet, und in diesen war eine solche Säuerung der Lösung ausgeschlossen, so daß sie hier nicht als zygotenhemmender Faktor aufgetreten sein kann. Und da ich keinen Grund habe, an der Richtigkeit meiner damaligen Beobachtungen zu zweifeln, andererseits aber auch die Bedeutung des pH für die Zygotenbildung mit Ulehla anerkennen muß, gilt es, beide Anschauungen miteinander in Einklang zu setzen. Freilich, wenn die Ulehlasche Zygotengrenze (bei pH = 7,8) für jede Spirogyra-Spezies unter allen möglichen Lebensbedingungen wirklich eine so scharfe Linie wäre, daß auf der einen Seite von ihr immer nur vegetatives, auf der anderen stets nur fruktifikatives Wachstum erfolgte, so könnten unsere beiden Anschauungen nur dann versöhnt werden, wenn Änderungen der Wasserstoffionenkonzentration einer-, der Stickstoffaufnahme andererseits gleichlaufende Prozesse wären. Das

1) v. Wettstein, F., Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1924, **33**, 5.

2) Österr. bot. Ztg. 1921, **70**, 23.

wäre nun in der Tat nicht unmöglich. Allbekannt ist, wie sehr der pH der Lösung die Stoffaufnahme beeinflußt, und Hoagland und Davis[1]) weisen darauf hin, daß die Aufnahme der Nitrationen in Nitellazellen durch steigende Alkaleszenz des Mediums erschwert wird.

Falls das bei Spirogyra ebenfalls zutreffen sollte, so wäre tatsächlich erschwerte Stickstoffaufnahme in meinem Sinn und steigende Alkaleszenz in Ulehlas Sinn ungefähr dasselbe; diese Möglichkeit ist zwar experimenteller Prüfung wert, schwebt aber vorläufig noch ganz in der Luft, und tatsächlich möchte ich auch auf Grund der vorliegenden Erfahrungen eine andere Arbeitshypothese aufstellen: Jene Zygotengrenze Ulehlas ist keine scharfe, unverschiebbare Linie. Vielmehr gibt es ein Grenzgebiet intermediärer Wasserstoffionenkonzentrationen, innerhalb dessen bei ein und derselben Spezies sowohl Wachstum als auch Fortpflanzung möglich ist, ein Gebiet, in dem somit das Ausmaß anderer Faktoren als pH entscheidet, welcher von beiden formativen Vorgängen in jedem Fall stattfindet. Nehmen wir an, daß in unseren Spirogyraversuchen alle anderen Faktoren konstant gehalten, nur pH und Nährsalzzufuhr variiert werden, so würden wir, solange die Reaktion recht sauer ist — aber nicht so sauer, daß sie letal wirkt oder zu vollkommener Stockung jeglicher Lebensäußerung führt —, beobachten, daß unsere Algen, wenn alle Bedingungen für Wachstum gegeben sind, sich vegetativ vermehren, wenn wir ihnen Nährsalze entziehen aber keine Zygoten bilden, weil pH dafür zu niedrig ist, sondern die Zellen würden jenes allbekannte Bild des „Stickstoffhungers" zeigen, d. h. lang auswachsen und durch blasse Färbung, Überladung mit Stärke usw. die mangelhafte Ernährung zur Schau tragen. Nähern wir uns dann dem Neutralpunkt, oder schreiten wir um ein Geringes über ihn nach der alkalischen Seite hinweg, so betreten wir jenes Grenzgebiet des pH, in welchem an sich sowohl Wachstum wie Zygotenbildung stattfinden kann; was stattfindet, hängt von anderen Lebensbedingungen ab, die wir in unseren Versuchen bieten, z. B. von der Nährsalzzufuhr. Bei reichlicher Zufuhr wird die Grenze mehr nach der alkalischen, bei geringfügiger mehr nach der sauren Seite hin verschoben sein; wo sie liegt, wird aber auch von dem Ausmaß aller anderen Faktoren abhängen. — Steigern wir die Alkaleszenz noch weiter, so gelangen wir endlich in ein pH-Gebiet, in welchem, wie wir den Beobachtungen Ulehlas wohl entnehmen dürfen, selbst unter Bedingungen, die bei schwächerer Alkaleszenz freudiges vegetatives Wachstum ausgelöst haben

1) Journ. gen. phys. 1923, **5**, 629, zit. nach Ref. in Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, **A.** 1924, **3**, 117.

würden, also z. B. guter Nährsalzzufuhr, solches überhaupt nicht mehr stattfindet, statt dessen gegebenenfalls Zygotenbildung, falls sämtliche anderen für diese notwendigen Bedingungen erfüllt sind. Dann läge also der Fall vor, daß die Nährsalze trotz gleichbleibender absoluter Menge ins relative Minimum geraten, d. h. nicht mehr verwertet werden. Noch stärker alkalische Reaktion würde endlich jedes Leben unserer Alge stocken oder erlöschen lassen.

Des weiteren haben wir allen Grund anzunehmen, daß nicht nur, wie Ulehla für die verschiedenen Algengenera zeigt, sondern auch für die einzelnen Spezies einer Gattung jener „Grenzstreifen" des pH entweder mehr nach der sauren oder mehr nach der alkalischen Seite verschoben ist; ferner daß er bei der einen Spezies breiter, bei der anderen schmäler ist. Je schmäler bei einer Spirogyra-Art jener Grenzstreifen des pH ist, um so stärker wird sich der Einfluß des pH in Kultur und Natur geltend machen, je breiter er bei einer anderen Spezies ist, um so größer wird der Tummelplatz werden, auf dem sich andere formative Faktoren, unbehindert vom pH, auswirken können.

In aller Kürze soll nach diesen mehr theoretischen Ausführungen auf einige einschlägige Untersuchungen eingegangen werden, die ich, angeregt durch die Ulehlaschen Arbeiten, angestellt habe. Ich streife nur mit wenigen Worten die Tatsache, daß ich häufig den pH des Standortwassers von Spirogyren prüfte und nicht immer zu Ergebnissen kam, die mit denen Ulehlas durchaus konform waren. Im Gartenteich sah ich eine kleine unbestimmte Art bei einem pH, das etwa 8,2 betrug und sich tags nur unwesentlich nach der alkalischen, nachts nach der sauren Seite hin verschob, längere Zeit kräftig vegetativ wachsen, also bei einem pH, das nach Ulehla vegetatives Wachstum nicht erlauben sollte. Ähnliches gilt für Sp. majuscula Kütz. und crassa Kütz. Eine unbestimmbare, weil stets sterile, ziemlich große Form bildete bei einem pH von mehr als 9 die bekannten „Zöpfe", zeigte also, mit anderen Worten, noch vegetatives Wachstum.

Auch die Zygotenbildung hielt sich nicht durchweg in den von Ulehla angegebenen Grenzen, Sp. majuscula bildete Zygoten in einem mit Teichwasser gefüllten großen Aquarium bei pH etwa gleich 9. Auch Sp. crassa fruktifizierte bei einem pH, das zwischen 8,5 und 9,4 schwankte, in anderen Fällen bei 7,8—8,2 pH, was sich besser mit den Angaben Ulehlas deckt. Sp. majuscula, die ich in einem Teichwasseraquarium bei pH 9 Zygoten hatte bilden sehen, konnte in einer Nährlösung ohne stickstoffhaltige Salze schon bei 6,8—7,2 pH Zygoten zeigen, also bei weit saurerer Reaktion, als Ulehla angibt. Inwieweit diese Abweichungen darauf beruhen, daß ich mit anderen Arten arbeitete — Ulehla spricht immer nur von „Spirogyra" — oder daß andere sonstige Lebensbedingungen herrschten, vermag ich nicht zu sagen. Unter Umständen könnte wohl auch ein Pufferungsvermögen der Algen, welches Ulehla für bedeutsam hält, und damit ein sehr steiles Gefälle des pH in der Nähe der einzelnen Algenfäden eine gewisse Rolle gespielt haben[1]).

1) Wie überraschend steil das pH-Gefälle in vertikaler und horizontaler Richtung an den Algenstandorten sein kann, zeigen unter anderem die Untersuchungen von F. Knoke (l. c.).

Ich selbst habe über das sogenannte Pufferungsvermögen der Spirogyren keine genaueren Untersuchungen ausgeführt; in einigen Versuchen fand ich, daß eine große, sterile, nicht bestimmbare Spirogyra, in Phosphatgemischen gehalten, deren pH nicht wesentlich verändern kann (abgesehen von den durch Atmung und Assimilation bedingten Schwankungen), während andere Versuche mit Sp. majuscula mir den Eindruck erweckten, als ob diese Form durch Ausscheidung von Karbonaten in saure Nährlösungen deren pH nach der alkalischen Seite verschieben könnte. Ob hier wirklich spezifische Differenzen vorliegen, und ob vielleicht solche Arten, die ein gewisses Pufferungsvermögen haben, diejenigen sind, welche als besonders beliebte Versuchsobjekte[1]) vieler Autoren bekannt sind, muß näher untersucht werden.

Was sodann die künstliche Auslösung von Zygotenbildung betrifft, so machte ich auch neuerdings die alte Erfahrung wieder, daß sie mir bei bestimmten Arten nie gelang, während andere, Sp. crassa und vor allem majuscula, bei geeigneter Versuchsanstellung leicht dazu übergingen. Jene Spezies, welche sich refraktär verhielten, waren, wie ich jetzt noch hinzufügen möchte, auch durch weitgehende Variation des pH nicht dazu zu bringen. Wenn man sieht, daß in sterilen Watten solcher Arten hier und da einzelne Fäden konjugieren, alle benachbarten aber nicht — das beobachtete ich z. B. gelegentlich bei Sp. irregularis Näg. —, so kann man sich schwer dem Eindruck versagen, daß es hier wohl nicht an der Erfüllung äußerer Bedingungen gebricht, daß vielmehr innere Faktoren, und zwar solche geschlechtsphysiologischer Art in Frage kommen: daß es sich um heterothallische Formen handelt und manche Watten solcher ganz oder fast ausschließlich aus dem einen der beiden Partner bestehen. Soweit ich mir ein Urteil erlauben kann, dürften diese Fragen jedoch noch nicht ganz spruchreif sein[2]).

Bei solchen Arten, die leicht zur Konjugation zu bringen sind, vor allem also majuscula, bestätigte ich dann meine frühere Erfahrung, daß Zugabe von Nitraten zum Medium auch bei konjugationsfreudigem Material den Erfolg hat, daß die Zygotenbildung unterdrückt oder verlangsamt wird. Oft hatte ich den Eindruck einer geradezu giftigen Wirkung der Nitrate, falls das Material erst während der beginnenden Konjugation in die nitrathaltigen Nährlösungen übertragen wurde. Der pH der Lösung bewegte sich dabei sowohl in den nitratfreien wie in den kompletten Lösungen zwischen 7 und 8. In einem Fall konnte beobachtet werden, daß in einer von reifen Zygoten strotzenden nitratfreien Kultur zum Schluß pH = 7,3 war, in einer zunächst nitrathaltigen, bald aber mit Diphenylamin-H_2SO_4 nicht mehr positiv reagierenden Parallelkultur, die erst wenige noch unreife Zygoten gebildet hatte, aber 7,7. Die letzterwähnte Tatsache, daß Nitratgehalt der Lösung die Zygotenbildung nicht auf die Dauer verhindert, sondern hinausschiebt, konnte besonders oft beobachtet werden; zu einer Zeit, in der stickstofffreie Kulturen schon massenhaft reife rote Zygoten führten, waren diese in gleichaltrigen, ursprünglich nitrathaltigen Kulturen noch unreif und grün.

Daß ursprünglich nitrathaltige Kulturen endlich eine gute Zygotenernte geben können, ist ja leicht begreiflich, da mit der Verarbeitung der Nitrate nicht nur Stickstoffmangel, sondern auch alkalische Reaktion eintritt und sich so zwei der Konjugation günstige Faktoren addieren. In der freien Natur dürften allerdings an den

1) Auch Gerassimoff nennt Sp. majuscula eine „sehr bequeme" Versuchsalge. Bull. soc. imp. Nat. Moscou 1904, Nr. 1, S. 2.

2) Hemleben, l. c. Dazu Czurda, Arch. f. Protkde. 1923, **46**, 386.

üblichen Spirogyra-Standorten wohl nie so viele Nitrate gelöst sein, daß ihre Verarbeitung eine wesentliche pH-Verschiebung bedingt, vielmehr wird es dort in erster Linie der von Assimilation und Atmung der Algen und ihrer Standortsgenossen abhängige Kohlensäuregehalt, in zweiter Linie werden es wohl auch ammoniakliefernde Fäulnisprozesse sein, welche die Schwankungen des pH bedingen.

Ich fasse zusammen: Morphogenetische Erscheinungen sind (abgesehen von inneren Faktoren, die teils spezifisch sind, teils abhängig von früher wirksam gewesenen Außenfaktoren) von einer ganzen Reihe Außenfaktoren bedingt. Da jeder formative Prozeß seine eigenen ihn bedingenden Außenfaktoren besitzt, findet vegetatives Wachstum unter anderen Außenbedingungen statt als Fruktifikation. Wie Klebs ausgeführt hat, sind vielfach die Grenzen für die Fruktifikation enger gesteckt als die für die Vegetation. Das Gebiet, innerhalb dessen vegetatives Wachstum und Fruktifikation stattfinden kann, wird dann von dem, innerhalb dessen nur vegetatives Wachstum erfolgen kann, beiderseits begrenzt. In anderen Fällen liegen die beiden durch das wechselnde Ausmaß eines Faktors begrenzten Gebiete, in denen entweder Vegetation oder Fruktifikation erfolgt, einseitig nebeneinander. Das trifft, wie Ulehla zeigte, für die Beeinflussung des vegetativen Wachstums der Spirogyra einerseits, für ihre Konjugation andererseits durch den pH des Standortes zu. Die Konjugation verlangt ein alkalischeres Medium als das Wachstum durch Zellteilung. In der vorliegenden Mitteilung wird des weiteren die Ansicht zu begründen versucht, daß diese beiden pH-Gebiete nicht mittels einer scharfen Grenzlinie sich berühren, daß sie vielmehr übereinandergreifen, so daß ein Grenzgebiet zwischen beiden liegt, in dem nicht pH, sondern die anderen Bedingungen darüber entscheiden, welche formativen Prozesse eintreten; und zu diesen anderen Bedingungen gehören die schon früher bekannt gewordenen Bedingungen für Wachstum bzw. Konjugation, vor allem Belichtungs- und Ernährungsbedingungen. Statt, wie es eben geschah, den pH in den Vordergrund zu schieben, kann man das auch mit jedem anderen Faktor tun und z. B. sagen, daß das vegetative Wachstum einerseits, die Konjugation andererseits an bestimmte Ernährungsbedingungen gebunden sind und daß zwischen den beiden durch die Art der Ernährung charakterisierten Gebieten ein Grenzgebiet liegt, in dem andere Faktoren, etwa pH, die Entscheidung darüber liefern, welche Gestaltungserfolge uns entgegentreten. Das besagt im Grunde genommen genau dasselbe. Im allgemeinen wird man wohl von demjenigen Faktor ausgehen, bei dessen Veränderung das Grenzgebiet, in welchem nicht er, sondern andere Faktoren den Ausschlag geben, recht schmal ist, weil dann sein Einfluß am auffallendsten ist.

Es ist möglich, daß das selbst bei sehr nahe verwandten Formen nicht derselbe Faktor ist; bei der einen kann pH, bei der anderen irgendwelche Nährstoffe, bei einer dritten wieder ein anderer Faktor der wesentlichste sein.

Die Technik der Spirogyrenkultur steht noch auf recht niedriger Stufe; so konnten viele Fragen nur ungenügend behandelt werden. Oben war beispielsweise die Rede von den pH-Grenzen des vegetativen Wachstums; etwas weiter ist Ulehla gekommen, der das Optimum des pH für vegetatives Wachstum unter bestimmten Bedingungen festlegte. Aber solange man diesen Punkt nur auf Grund von Schätzungen, die sich auf den makroskopischen Anblick der Kultur und den mikroskopischen der Zellen und ihrer Organe stützen, ermittelt, muß ihm immer eine gewisse Unsicherheit anhaften, die erst schwinden würde, wenn man das in bestimmten Zeiten gebildete Trockengewicht oder aber durch Zählung der Zellen die Teilungsgeschwindigkeit unter den verschiedenen Bedingungen ermittelte. Auch die Konjugation ist ein so komplexer Vorgang, daß, worauf schon Klebs hinweist, seine verschiedenen Phasen, das Aneinanderlegen der Zellen, die Vereinigung der Gameten, die Ausreifung der Zygoten, in ihrer Abhängigkeit von den Außenbedingungen eigentlich gesondert zu betrachten wären. Spricht man ferner von „optimalen Bedingungen für die Zygotenbildung", so kann man darunter entweder solche verstehen, unter denen die einzelnen Phasen des Konjugationsvorganges recht schnell aufeinanderfolgen, oder aber solche, unter denen der größte Prozentsatz der Fäden einer Kultur zur Konjugation sich anschickt[1]). Beides ist etwas durchaus Verschiedenes, und in beiden Fällen müßte die Zeit sehr genau ermittelt und der Prozentsatz durch Auszählen sehr genau festgestellt werden, um die Methode zu einer quantitativen zu gestalten.

In diesen Punkten ist die Kultur- und Untersuchungstechnik anderer, zumal heterotropher Wesen, z. B. der Hefen, viel weiter fortgeschritten, und wenn ich den Bedingungen der Sporenbildung bei den Hefen zum Schlusse ein paar Worte widme, so hat das darin seinen Grund, daß die geschichtliche Entwicklung von der Kenntnis dieser Bedingungen eine ganz auffallende Analogie zu der von den Bedingungen der Konjugation der Spirogyren zeigt, sodann auch, weil die Methodik der Bestimmung des Optimums bestimmter Außenbedingungen, wie sie in einer neuen Arbeit von Oehlkers[1]) für Hefe durchgeführt ist — Zählungen statt Schätzungen —, vorbildlich genannt werden kann.

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1924, **63**, 142.

Bei Spirogyren wie bei Hefen muß gut ernährten Zellen der Nahrungsgenuß entzogen oder doch geschmälert werden, damit Sporenbildung auftritt. Bei beiden Pflanzengruppen beeinflußt Temperaturerhöhung die Geschwindigkeit des Vorgangs, in beiden Fällen sind spezifische Differenzen vorhanden. Bei den Hefen ist reichlicher Sauerstoffzutritt wesentlich, und wenn dafür bei Spirogyra auch der exakte Beweis aussteht, so wäre es doch sehr leicht denkbar, daß reichliche Durchlüftung der Spirogyrawatten die Zygotenbildung fördert. Wenn nämlich nach Klebs CO_2-Assimilation für die Zygotenbildung der Spirogyra wichtig ist, könnte neben der Ernährung der dabei entwickelte O_2 der ausschlaggebende Faktor sein. Um das Maß der Analogien voll zu machen, konnte endlich Oehlkers dasselbe zeigen, was Ulehla für Spirogyren und andere Algen betont, daß dem pH eine weit größere formative Bedeutung zukommt, als man früher annahm. Die Grenzen des pH für die Hefesporenbildung, 4,6 und 8,2, sind allerdings offenbar viel weiter gesteckt als für die Konjugation der Spirogyra, aber das Optimum liegt bei 7,2 — zufällig ganz in der Nähe des Optimums für das vegetative Wachstum der Spirogyren —, also viel stärker nach der alkalischen Seite geschoben als das Optimum für die Sprossung dieser ausgesprochen azidophilen Wesen. Ob die pH-Grenzen für die Sprossung der von Oehlkers untersuchten Hefen festgestellt sind, ist mir unbekannt, das pH-Optimum dürfte sich aber etwa bei 5 befinden, wobei anzunehmen ist, daß die Lage der Optima mit den anderen Lebensbedingungen hier wie bei anderen Organismen wechselt.

Wie dem auch sei, wie die Zygotenbildung der Spirogyren, so ist auch die Sporenbildung der Hefen von einer ganzen Fülle von Einzelfaktoren abhängig, die nicht unabhängig voneinander wirken, sondern sich in ihrer Wirkung gegenseitig beeinflussen.

Über Arten und Artkreuzung in der Gattung Phycomyces Kunze.

Von **H. Burgeff.**

Mit 2 Abbildungen im Text.

Von Frl. Dr. R. Stoppel und Herrn Prof. Dr. Brick erhielt ich 1921 eine Phycomyces-Art in Kultur und im Rohmaterial, die auf Kakaoresten in Lagerhäusern an der Elbe bei Hamburg öfter beobachtet wird und auch in Abwässern von Ölmühlen vorkommt.

Beide Geschlechter ließen sich isolieren und gaben untereinander eine sehr schwache sexuelle Reaktion, eine stärkere mit dem Phycomyces „nitens" meiner bisherigen Kulturen. Später gelang es, auf Böden mit sexualitätsteigernden Zusätzen die scheinbar neue Phycomyces-Art zur Bildung normaler Zygosporen, wenn auch in spärlicher Zahl, anzuregen.

Der Vergleich der mit charakteristischen Hydathoden-Dornen versehenen Zygosporen mit den in der Literatur beschriebenen und abgebildeten Formen ergab nun die vollständige Identität des neugefundenen Kakaopilzes mit der von Van Tieghem und Le Monnier 1873[1]) unter Phycomyces nitens Kunze entwicklungsgeschichtlich bearbeiteten und mustergültig abgebildeten Art.

Damit war unzweifelhaft festgestellt, daß zwei Arten der gleichen Gattung vorlagen, und es fragte sich weiter, welche von beiden nun den Namen Phycomyces nitens eigentlich verdiente. Bei der Bedeutung, die der unter dem Namen bisher in den europäischen Instituten kultivierte Pilz für Physiologie, Entwicklungsgeschichte und Vererbungslehre gewonnen hat, glaube ich mich auch an dieser Stelle zu einem Exkurs auf die systematische Seite unserer Wissenschaft berechtigt.

Agardh fand 1817[2]) in den Abwässern von finnischen Ölmühlen eine „Alge" Ulva nitens, die Kunze 1823[3]) als Pilz erkannte und unter dem Namen Phycomyces nitens beschrieb. Seine Beschreibung ist noch sehr ungenau, die Figur schlecht, der Zusammenhang von Columella und Sporangium wird nicht erkannt, erstere für letzteres nach

1) Ann. Sc. Nat., 5ème série (Bot.), XVII, p. 298.
2) Syn. Alg. Scand., p. 46; Spez. Alg. I, p. 425.
3) Mycol. Hefte, II, p. 113.

der Entleerung gehalten. Kunze erhielt den Pilz auch von Ölmühlen aus Sachsen (Wehlitz bei Leipzig und aus der Gegend von Dresden).

Auch Fries (1829) kennt noch keine Zygosporen des Pilzes und gibt wenig genauere Diagnosen zweier Arten, da er zweifellos nur getrocknetes Material untersucht hat. Sie erlauben bei aller ästhetischen Begeisterung keine Identifizierung der uns heute vorliegenden beiden Arten[1]).

Spätere Autoren, wie Bonorden (1851, Periconia phycomyces) und Berkely (1860), geben keine neuen Diagnosen. Carnoy (1870)[2]) beschreibt unter dem Namen Mucor romanus eine Phycomyces-Art, die nach der Form der Columella und der Sporen (nicht nach deren Größe) dem folgenden sehr nahe kommt, wenn auch das Fehlen der Zygosporenbeschreibung keinen sicheren Schluß gestattet.

Bei Van Tieghem und Le Monnier[3]) findet man, wie schon erwähnt, die erste exakte Beschreibung des Ph. nitens, der in Frankreich auf Wischlappen einer Ölpresse, auf Material aus einer Kerzenfabrik und auf Cochenille-Lack einer Pariser Firma beobachtet wird. Von letzterem stammen die Van Tieghemschen Kulturen.

Bei der vorher demonstrierten mangelnden Schärfe der früheren Diagnosen muß diese als die Urbeschreibung betrachtet und der Pilz als Phycomyces nitens (Kunze) Van Tieghem & Le Monnier bezeichnet werden[4]).

---

1) Syst. Mycol., III, p. 308—309 (1829). 1) Phycomyces splendens. Mycelio effuso floccoso albo, floccis erectis, sporidiis hyalinis. E basi mucedinea, e floccis ramosis pellucidis vix septatis sed conidiophoris contexta, late inter corticem coriarium serpente surgant flocci praelongi (3—4 unciales), stricti seta equina crassiores, olivaceofusci; splendentes, exsiccati magis flaccidi, subcompressi, laevigati. Peridiola nudo oculo ut globuli (Syzygytis circiter); sub microscopio pyriformia inania, demum umbilicato-aperta apparent. Sed aqua adfusa undique motu celerrimo, quasi vivo-mobilia essent, difluunt sporidia maxima hyalina pellucidissima (neutiquam sporidiolis farcta) idque tanta copia, ut non facile intelligatur quomodo vesicula ea capere potuerit. Haec dein pulchro, ad vario ordine circa floccum et vesiculum colliguntur. — Totius ordinis nobilissima species, greges floccorum in luce vibrantes, tremuli et splendentes, optica magia spectatorum fere fascinant. Inter corticem coriarium ad Ronneby Blakingiae detexit Lindbloom. — 2) Ph. nitens (l. c. p. 209). Mycelio nullo, floccis decumbentibus, sporidiis flavicantibus. — Simillimus priori: sed mycelio non observatum. Flocci in caespitem intricati congesti, paulo crassiores, olivacei, oleoso nitentes sicci arctius collabentes, subundulati. Sporidia minora. Neutra specia aquam resorbet. Ad trabes et muros in officinis oleae in Finlandia, Saxonia.

2) Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique IX, p. 162.

3) l. c.

4) Der von van Tieghem (1875) beschriebene sehr zierliche Ph. microsporus kann mit unseren beiden Arten kaum verglichen werden.

Nach den genannten Autoren beschäftigt sich Bainier (1903)[1]) mit der Gattung Phycomyces und einer vom russischen Mutterkorn isolierten Art, die er mit Ph. splendens Fries identifiziert, — was mir kaum möglich scheint. Ph. splendens Bainier unterscheidet sich von den mir vorliegenden Arten vor allem durch die weißen, leicht bläulichen Großsporangien und die mehr als doppelt so großen Sporen. Zygosporen werden nicht aufgefunden.

Noch weiter entfernt und von sehr abweichendem Typus der Zygosporendornen ist Ph. Pirottianus Morini (1896)[2]).

Blakeslee gibt 1906[3]) zum erstenmal die Abbildung einer Zygospore der jetzt allgemein kultivierten Art. Die vogelklauenähnlichen Dornen lassen keinen Zweifel daran.

Da wir ihn nicht mehr mit Phycomyces nitens bezeichnen können, mag er den Namen des Entdeckers tragen: Phycomyces Blakesleeanus n. sp.[4]).

Seine Merkmale, verglichen mit denen des Ph. nitens, sind kurz die folgenden:

Ph. nitens	Ph. Blakesleeanus
Sporangienträger 15—20 cm hoch, Sporangien 0,5—0,6 mm Durchmesser.	Sporangienträger 20—30 cm hoch. Sporangien 0,9—1,0 mm Durchmesser.
Farbe des Rasens grauschwarz, die der Sporangien schwarz.	Farbe des Rasens blauschwarz mit zuweilen grünlichem Glanz, die der Sporangien schwarz.
Collumella zylindrisch, in der Mitte stark eingeschnürt, Durchmesser im Durchschnitt 249 bzw. 415 μ (180 × 330 Van Tieghem), basaler Teil schmäler. Inhalt ungefärbt.	Columellakugelig-verkehrt-eiförmig, Durchmesser 450 bzw. 580 μ, Inhalt von rötlich-braunem Öl gefärbt.

1) Bull. Soc. Mycol. Fr., t. XIX, p. 116.

2) Malpighia, X, p. 89.

3) Ann. Mycol., Vol. IV, t. I, f. 8.

4) Ph. nitenti Van Tieghem et Le Monnier similis, sed eliator, hyphis sporangiferis crassioribus, sporangiis majoribus, columella sphaeroidea basi attenuata, sporis ellipsoideis, obtusis. Suspensores zygosporae spinas, dichotome divisas gerente quae longioribus ramis versus zygosporam, eam unguine aviario quasi comprehendunt.

Sporen 2½ mal länger als breit, DM. 11,2 bzw. 26,0 μ (13,5 × 25,0 μ Van Tieghem).	Sporen ellipsoidisch stumpf, DM. 8,32 bzw. 12,9 μ.
Suspensoren der Zygospore 4- bis 5fach dichotom, abstehend, fast ohne Förderung der der Zygospore zugewandten Äste.	Suspensoren der Zygospore 3 bis 6fach dichotom unter starker Förderung des Wachstums bei den der Zygospore zugewandten Ästen, die Zygospore wie eine Vogelklaue umfassend (Fig. 1).
Vorkommen auf Kakaoresten bei Hamburg.	Herkunft unbekannt aber zum mindesten seit Beginn des zwanzigsten Jahrhunderts in den botanischen Instituten des Kontinents kultiviert.
	Syn: Ph. nitens, Blakeslee, Proc. Amer. Akad. Arts a. Sc. XL Nr. 4 (1904); — Ann. Myc. IV (1906); Burgeff, Flora, N. F. VII (1914), VIII (1915); Bot. Abh. IV (1924); Orban, Diss. Bonn (1918),

Über das Vorkommen der Phycomyces-Arten in der freien Natur besteht ein vollständiges Dunkel. Von nitens kann man vermuten, daß er tropischen Ursprungs ist und mit ölreichen Samen und Früchten eingeführt wurde. Ph. Blakesleeanus ist jedenfalls zu sehr zahlreichen Arbeiten reizphysiologischer Art verwandt worden, ohne daß sich heute sicher feststellen läßt, wo er wirklich vorgelegen hat. Soweit die Kulturen von der Zentralstelle in Amsterdam (jetzt in Baarn) bezogen sind, dürfte es sich allein um diese Art handeln.

Die phototropische Reizbarkeit des Ph. nitens scheint nach einigen orientierenden Versuchen geringer zu sein als die des Blakesleeanus.

Wie eingangs bemerkt, bastardiert Ph. nitens mit Ph. Blakesleeanus. Saito und Naganishi (1915)[1]) haben über die Kreuzung zwischen verschiedenen Mucor-Arten berichtet. Diese gehören jedoch alle einem sehr beschränkten Verwandtschaftskreis an, so daß sie Blakeslee für Varietäten derselben Art hält, was bei der Ähnlichkeit der Hybridzygosporen mit

1) Bot. Magaz. Tokyo, XXIX, p. 150 e. s. pl. VI.

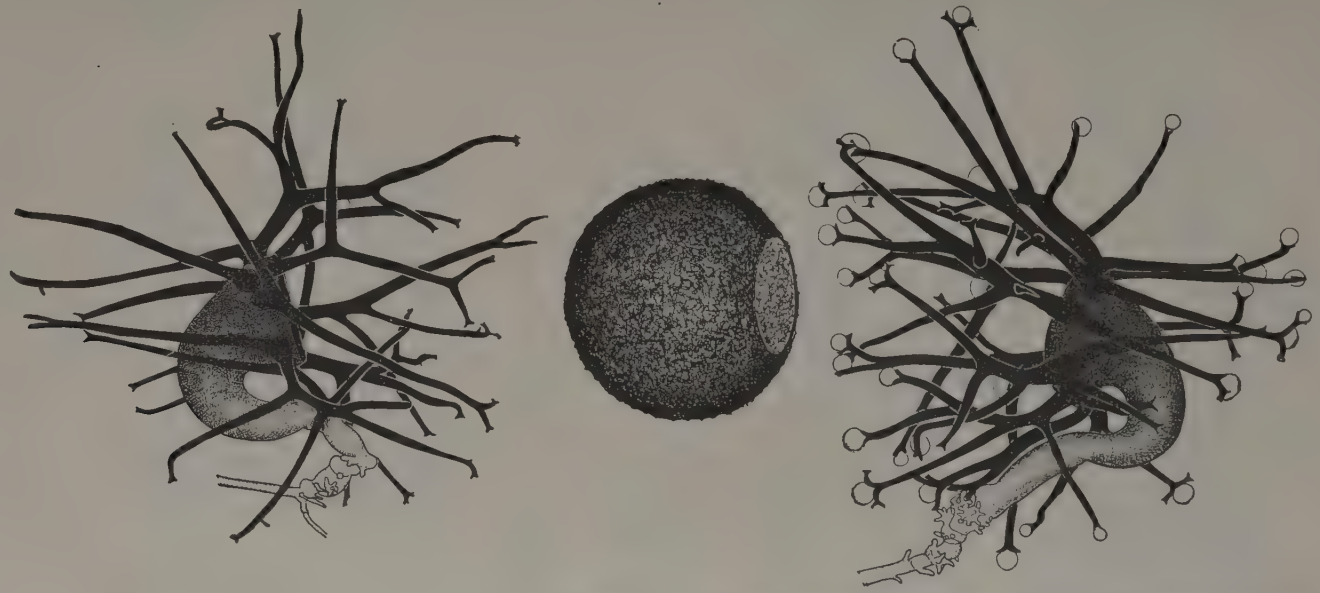


Fig. 1. Phycomyces Blakesleeanus. Zygospore mit den beiden lospräparierten Suspensoren. Rechter Suspensor mit ausgeschiedenen Wassertropfen an den Hydathodenenden, diese Tropfen hinzukombiniert (70 : 1).

denen der Eltern wahrscheinlich richtig ist. Bei der Kreuzung der in wesentlichen Merkmalen verschiedenen Phycomyces-Arten kann dieser Einwand unmöglich gemacht werden. Ein halbes Dutzend im Verlauf meiner Vererbungsversuche aufgetretener, vegetativ sehr verschiedener Blakesleeanus-Stämme besitzen bezüglich der Zygosporendornen nur eine ganz minimale Variabilität.

Fig. 2. Abortives Kopulationsstadium des Phycomyces Blakesleeanus (links) mit Ph. nitens (rechts). (115 : 1.)

Reife Bastardzygosporen erhielt ich von beiden reziproken Kreuzungen in kleiner Zahl (bis zu 10% der Kopulationen). Die hybriden Kopulationsorgane zeigen die Eigenschaften der elterlichen Arten in besonders instruktiver Weise. Zur Abbildung wurde — aus praktischen Gründen wegen der größeren Durchsichtigkeit — eine abortive Kopulationsfigur (Fig. 2) gewählt.

Von einer Kreuzung des Blakesleeanus-gracilis-piloboloides — mit nitens + wurden nach 7monatiger Ruhe (XII. 1921 bis VII. 1922) zehn Zygosporen auf Regenwasseragar ausgelegt. Es keimten in der Folge neun Zygosporen und bildeten Sporangien, die den nitens-Eltern glichen. Nitens verhielt sich gegenüber dem mit Kropf versehenen Blakesleeanus-gracilis-piloboloides dominant.

Nur drei der Keimsporangien führten zum Teil normal ausgebildete Sporen. Keimung erfolgte nicht; nur in einem Fall entstanden wenige heranwachsende Kugelzellen, die platzten und abstarben.

Die diploide Phase des Bastards — wenn man in Ermangelung von Kernteilungen von einer solchen reden will — ist also ohne weiteres existenzfähig; bei der Reduktion scheint eine Störung aufzutreten. Umfangreichere Versuche stehen noch aus; auch die zytologische Untersuchung wurde noch nicht in Angriff genommen.

Size a Factor in the Morphology of Tissues.

By **F. O. Bower**, Glasgow.

(With 5 figures in the text.)

The principle of Similar Structures has often been applied to the study of animals: but botanists have been slower in applying it to the study of plants. It is true that the question of the practicable limit of size of trees has long ago been discussed from the mechanical point of view, and it is recognised that a change either of form, or of material, or of method of construction would be necessary for effective growth beyond the limits already reached by some of them. The principle is applicable, however, not only to points of construction so as to meet mechanical needs, but also to various other problems to be faced by the living organism. The fact that the limiting surface of a body of uniform contour varies as the square of the linear dimensions while the bulk of it varies as the cube is liable to dominate form as the organism increases in size: for physiological interchange, which is inseparable from active life, is always conducted through limiting surfaces, and it may be assumed that it is directly proportional to the area of surface involved wherever the structure is uniform. This has already been recognised as finding its illustration in the external shape taken by the organism itself. The sphere is the form in which the proportion of surface to bulk is the lowest possible: hence it is most suitable for small unicellular organisms, but is rare in larger plants. It is, however, approached even in plants of larger size where the exposed surface requires to be kept as low as possible, as in some xerophytic Cacti. On the other hand, where an enlarged outer surface is biologically desirable its proportion to bulk may be increased by altering the external form through sub-division and elongation, as is seen in the submerged leaves of Ranunculus heterophyllus, Cabomba, or Hottonia: or by perforations, as in Ouvirandra (Aponogeton) fenestralis.

Such examples are the common-places of external morphology of plants. But the same principle will rule also for the internal morphology

of their tissues. The limiting surfaces between tissues of different function are often just as much surfaces of interchange as are the external surfaces of the whole organism. It may then be anticipated for them also that similar questions of the proportion of surface to bulk will arise with increasing size, and that such questions may dominate the form of those internal tissue-tracts. There will in fact require to be developed an internal morphology of tissues, which shall take into account questions of proportion of surface to bulk as acute as those of the external form of the plant, or of its parts. The determining causes of the form assumed will be most obvious where a sheath of tissue, having a characteristic structure, exercises a positive control over the transit of material. The endodermis is the best example. It is specially well seen enveloping completely the whole conducting system of Leptosporangiate Ferns. But the proportion of surface to bulk may be equally decisive as a determining influence where the control is not exercised by any definite layer of cells. Wherever there is interchange of material between cells, tissues, or organs it may be assumed that proportion of surface to bulk is liable to become a limiting factor as the size increases. On the other hand, a ready method by which the effect of that limiting factor may be evaded is by modification of the form of the controlling surface, so as to secure a readjustment of the required proportion.

Change of form is, however, not the only way of meeting this difficulty, though it is that which is characteristic of many primitive plants, in which all the tissues are primary, as they are in the Leptosporangiate Ferns. By a secondary cambial activity an original surface normally limited by endodermis may be expanded, and the endodermis itself ruptured, or otherwise obliterated, so that it would no longer form a limiting barrier. Such secondary developments may be carried out in the most various ways: but they confuse the issue, so far as stelar questions are concerned, in almost all the higher types of plant-construction. In order to obtain a clear conception of the working out of the problem of size as it affects the conducting system of stems, roots, or leaf-stalks, all examples where secondary changes appear should be ruled aside for the moment, and attention be concentrated upon the primary condition: for it is here that the problem of size in respect of internal tissues is presented in its simplest form.

The adult stems of most plants are approximately cylindrical, and the same holds good also for the conducting tracts which they contain. But in point of fact the stem of the sporeling of primitive plants in

which there is no secondary thickening is actually conical. It starts very small, and a primary increase of dimensions appears in passing upwards from the juvenile region at the base to the adult region above. Good illustrations are provided by the Filicales. Here the first leaves are small, and the later leaves successively larger. In proportion as larger leaves are formed the supporting stem also becomes progressively larger, till the adult size is reached. The stele within follows suit:

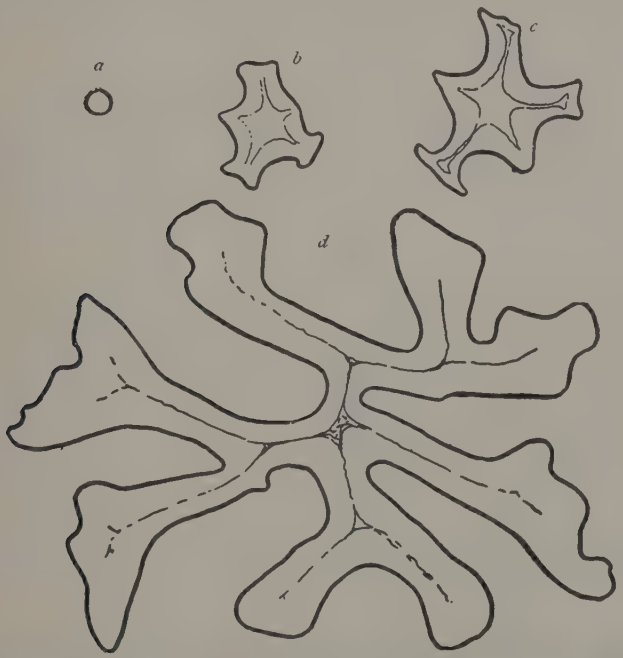


Fig. 1. Outlines of xylem of steles, all drawn to the same scale (× 5), to show approximately relative size. *a* Botryopteris cylindrica, diameter 0.65 mm.; *b* Ankryopteris Grayi, diameter 2.0 mm., extreme diameter 3.5 mm.; *c* Ankyropteris Grayi, diameter 2.5 mm., extreme diameter 5.0 mm.; *d* Asterochlæna laxa, diameter 12.0 mm. The elaborateness of outline increases with the size.

passing upwards its transverse section gradually increases, till finally in most Ferns it takes one of those complicated forms that are characteristic for the Class. Since neither stem nor stele is really cylindrical, but both have the form of a gradually enlarging cone, problems depending upon the proportion of surface to bulk will be progressively changing in each successive transverse zone from the juvenile to the adult region. But the surface of interchange with the extra-stelar tissue will vary only as the square of the dimensions, while the bulk of the tissues

within the limiting surface will vary in the higher ratio of the cube. Consequently at some point of size a critical proportion of surface to bulk of the stele will be reached, where the normal interchanges between stele and cortex will demand some alteration of structure or of form if they are to be satisfactorily carried out.

The readjustment of the proportion of surface to bulk as it may be seen in Ferns was illustrated in an Address to the Royal Society of Edinburgh in 1920 (Proc. Roy. Soc. Edin., Vol. XLI, p. I). Two

Fig. 2. Series of transverse sections of the stem of Pæsia podophylla, all drawn to the same scale, showing the great increase of stelar complexity as the conical stem expands upwards.

examples may be quoted. The first is from the steles of Coenopterids, of which four sections are represented to the same scale (Fig. 1). The small stele of Botryopteris cylindrica is only. 65 mm. in diameter of its xylem, and its form is cylindrical (*a*). That of Ankyropteris Grayi attains larger dimensions, and two examples, respectively 3.5 mm. (*b*), and 5.0 mm. (*c*) in extreme diameter of the xylem are shown. Their form is corrugated, the insertions of the leaf-traces projecting, and the surfaces between them hollowed. But the curvature of the hollows is deeper in the larger than in the smaller specimen. A still more extreme case of this is seen in the stele of Asterochlæna

laxa, which may be as much as 15.5 mm in diameter. Here the still larger stele is thrown into deep involutions of its surface, which have no exact relation to the leaf-traces. It is obvious that as compared with the cylinder this will give a very greatly increased proportion of surface to bulk. It may be concluded from such instances that the more elaborate form of the stele has made the larger size possible by overcoming the limiting factor. But still all of these examples are protosteles, the xylem of which is represented in outline in the figures quoted.

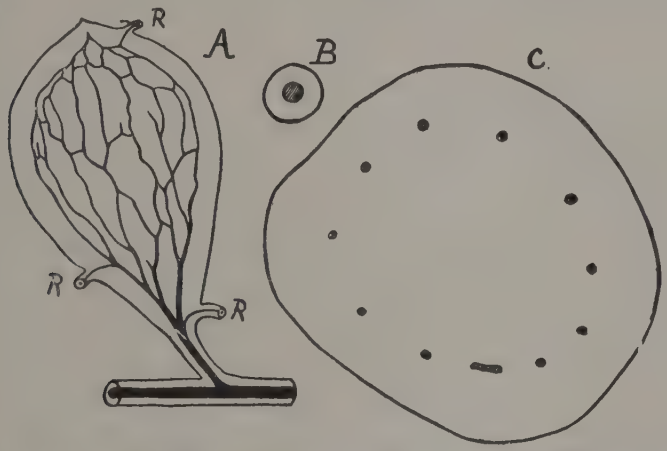


Fig. 3. Nephrolepis cordifolia. A Stolon bearing a tuber, in which the protostele breaks up into a cylindrical network, contracting again at the apex. After Sahni. B Transverse section of protostelic stolon. (× 5.) C Transverse section of tuber (also × 5) showing ring of meristeles each limited by endodermis. Diameter of stolon. 1.6 mm. Diameter of tuber, 11.0 mm.

The next illustration is taken from a living Fern, Paesia podophylla, which in the adult state possesses one of the most complicated stelar structures known (fig. 2). The outer line shown in the drawings represents the outer surface of the stem, and the shaded areas represent the vascular tracts, each limited by its definite and complete endodermis. The figures are all to the same scale. The change from the primitive protostele of the sporeling (*a*) involves medullation (*b*), and the formation of a solenostele (*c*). Then follows the origination of a second medullary stele (*d*), which as a larger size is attained becomes itself a solenostele (*e*), and by further repetition of the process (*e*, *f*) a triple solenostele with a fourth medullary stele within is attained. A similar polycyclic structure appears in other Ferns with thick stocks, such as Thyrsopteris, Saccoloma, and Matonia. These have no near affinity such as

would suggest common inheritance. In each case the polycycly appears in the ontogeny as the size of the stem and of the stele increases. The natural conclusion is that its occurrence is homoplastic, and it may be recognised as a response to the need for adjustment of a due proportion of surface to bulk in the enlarged conducting tracts.

If this be so then the converse should hold: and if the size of an individual part having complex structure were to diminish, the complexity of structure should be reduced, and perhaps an original state of simplicity be resumed. This actually occurs in the tubers of Nephro-

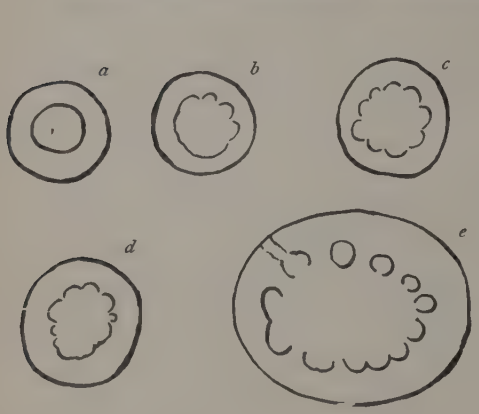


Fig. 4.

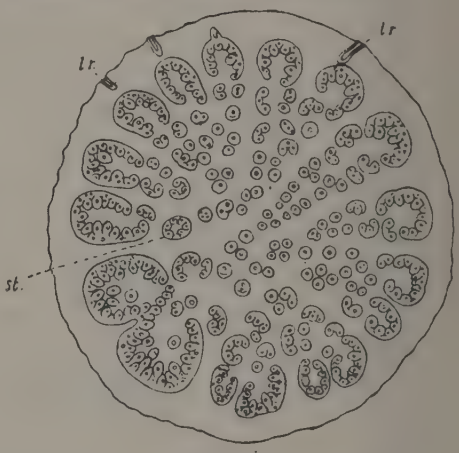


Fig. 5.

Fig. 4. Transverse sections root of Areca. *a*—*d* Successive sections from the same root: *a* is 15 mm. from apex; *b* at 77 mm.; *c* at 115 mm.; *d* at 150 mm. *e* is a section from annother, larger root. After Cormack.

Fig. 5. Transverse section of a large strut-root of Verschaffeltia splendida, showing high state of stelar disintegration. *st* a completely cylindrical meristele; *tr* lateral roots. (× 2). After Cormack.

lepis, which are borne upon stolons of small size having a protostelic structure. As the stolon passes into the distended tuber the protostele expands, and becomes solenostelic. Then the ring breaks up by irregular perforations, like those in the shoots of many Leptosporangiate Ferns. A network of meristeles is thus formed, each limited by a complete endodermis, and disposed in a ring (fig. 3). At the distal end the tuber contracts again, and the network narrows through stages of condensation the reverse of the previous disintegration. The diameter of the dictyostelic tuber is about seven times that of the protostelic stolon. This example shows that the causal relation is effective not only in the upgrade but also in the down-grade progression of size.

Similar results were shown in the tubers of Equisetum arvense, which has also endodermal barriers. Finally, in the prop-roots of certain Palms, where the stele is large it is liable to become corrugated, and even disrupted, while diminution of size of the individual root as it enters the soil leads again to a simple cylindrical stele (figs. 4, 5). The conclusion that may be drawn from such examples is that increase in actual size leads to disintegration of the stele: and the explanation of this probably lies in the imperative necessity for a due proportion between the bulk of the conducting tissue and the surface of the endodermis that completely invests it.

It is, however, found in many primitive plants that the xylem-tract is liable to analogous changes of outline as seen in transverse section, and that that outline does not necessarily affect that of the stele itself. The outer surface of the wood is a functional surface of interchange, and consequently the proportion of surface to bulk of that inner conducting tract becomes a critical feature as the size is increased. In order to present the facts relating to this question in a compact form, tables have been constructed showing for various well known fossils the diameter of the part and that of the conducting tract, and in some instances that of the xylem itself. The measurements have been derived from reliable sources in which the scale of magnification is clearly

Table I. Stems of Cœnopteridæ.

Name	Authority	Diam. Stem in mm.	Diam. Stele in mm.	Remarks	Ratio
Botryopteris cylindrica	Scott, fig. 156	1.6	0.8	Solid: cylindrical.	2—1
„ „	Seward, fig. 305 A	2.0	0.83	„ „	$2^1/_5$—1
„ ramosa .	Seward, fig. 306 D	2.7	0.9	„ „	3—1
Diplolabis römeri . .	Bertrand, Progressus, fig. 29 (after Gordon)	.	3.2	Differentiated xylem	.
Ankyropteris Grayi .	Seward, fig. 311	.	4.2	Xylem differentiated and fluted	.
„ „ .	Scott, fig. 130	17.5	3.75	do.	5—1
Clepsydropsis australis	Osborn	11.0	5.0	Xylem not fluted but differentiated	$2^1/_5$—1
Cladoxylon insigne .	Bertrand, Progressus, fig. 25	.	5.15	Stellate	.
Asterochlæna laxa . .	Bertrand, Monograph, fig. 25	35.0	14.4	Deeply stellate, xylem differentiated	2.5—1
„ „ . .	Bertrand, Monograph, fig. 22	30.0	15 6	do.	2—1
Asteropteris noveboracensis	Scott, fig. 139	26.6	16.0	Xylem stellate, but not differentiated	1.65—1

stated, so that the actual size can be compared with a reasonable degree of occuracy. The works of P. Bertrand (Progressus IV. 1912, and his memoir on Asterochlæna), of Scott (Studies 3rd Edn. 1920. Part I), of Seward (Fossil Plants, Vol. II, 1910), and of Kidston and Lang (Trans. Roy. Soc. Edin. 1917—1921), have been the chief sources drawn upon, together with special memoirs by other authors.

From this table, relating entirely to protosteles of fossil stems, it may be inferred that where the size is small the xylem is cylindrical and solid: that with increasing size it is differentiated, and its form becomes fluted (i, e, stellate in section), though it is not always so (Clepsydropsis australis). Thus the general trend is to elaboration

Table II. Cœnopterid Petioles.

Name	Authority	Diam. of Petiole in mm.	Diam. of Vasc. Tract in mm.	Remarks	Ratios. Aproximate
Botryopteris ramosa .	Seward, fig. 306 c	.	0.65	Meristele simple oval	.
„ antiqua	Seward, fig. 307	.	0.7	„ „ „	.
„ hirsuta .	Scott, fig. 149	.	1.0	„ „ „	.
Dineuron pteroides .	Bertrand, Mem., fig. 104	3.0	1.0	Primary rachis, meristele simple oval	3—1
* Stauropteris oldhamia	Bertrand, Mem., fig. 14	3.0	1.1	Small-sized petiole: four-rayed xylem	3—1
„ „	Scott, fig. 145	.	1.08	Four-rayed xylem	.
Asterochlæna laxa .	Bertrand, Mem., fig. 48	.	1.2	Simple oval with two loops	.
Clepsydropsis antiqua	Bertrand, fig. 21	.	1.2	do.	.
Etapteris Scotti . .	Bertrand, Mem., fig. 111	6.15	2.3	Primary rachis, compact double anchor	3—1
Botryopteris forensis	Scott, fig. 152	.	1.8	Three points well developed	.
„ „	Bertrand, fig. 26	.	2.7	Very deep three points	.
Ankyropteris corrugata	Bertrand, Mem., fig. 83	6.15	1.5	Primary rachis, double anchor	$4^1/_2$—1
„ „	Seward, fig. 315	.	2.4	Wide double anchor	.
* Asteropteris noveboracensis	Scott, fig. 139	.	2.3	Clepsydroid	.
Metaclepsydropsis duplex	Bertrand, Mem., fig. 7	9.0	2.0	Very broad clepsydroid	$4^1/_2$—1
* Tubicaulis Bertieri .	Bertrand, Progr., fig. 33	.	3.2	Oval	.
Anachoropteris rotundata	Scott, fig. 158	.	4.6	Broad inverse horseshoe	.
Diplolabis römeri .	Gordon, fig. 42	.	5.0	Large clepsydroid	.
Ankyropteris westphaliana	Scott, fig. 135	11.5	6.3	Large double anchor	1.8—1
Ankyropteris bibractensis	Seward, fig. 313	.	6.8	„ „ „	.

of form and structure following on larger size. The structure of a large stele is not the magnified image of the small, but the xylem assumes such a form as to secure a greater proportion of surface to bulk than would follow from direct magnification without change of form.

This table shows that, though there are some anomalies (*), the general scale of increase in measurements runs parallel with an increasing complexity in form of the vascular tracts, till the very large "double-anchor" form of the meristele of Ankyropteris is reached. The measurements here have been chiefly based upon the xylem. In the larger petioles the trace has expanded in a higher ratio than the petiole as a whole. In the largest examples the conducting tissue has advanced from the condensed central position seen in the smaller petioles towards the outer surface of the organ, assuming the form of an interrupted ring as seen in transverse section: and so it becomes comparable in outline to the solenostele of a stem. But its origin from the clepsydroid trace of smaller size, by development of the "antennae" till they almost meet, is quite different from that of the solenostele of the axis. It seems not improbable that both may be held as results of development so as to meet the same limiting factor: that a like result, arrived at by quite independent development in two different organs, has been attained by homoplastic advance under increasing size. On the other hand, the complexity of the conducting tracts does not necessarily march parallel in the stem and petiole of the same plant. An extreme discrepancy is seen in Asterochlæna laxa, where the large axis contains an elaborately stellate stele, but the relatively small petiole contains only

Table III. Psilophytales.

Name	Authority	Stem Diam. mm.	Stele Diam. mm.	Remarks	Ratio of Stem to Stele
Rhynia major	K. and L., I, fig. 21	3.0	0.25	Broad cortex: small oval xylem	12—1
„ „	K. and L., III, fig. 14	4.375	0.3	Medium large stem: xylem nearly cylindrical	14—1
Asteroxylon	K. and L., III, fig. 29	1.65	0.2	Small rhizome with xylem oval in transverse section	8—1
„	K. and L., III, fig. 42	4.46	1.43	Leafy stem, oval xylem, five-rayed	3—1
„	K. and L., III, fig. 85	6.0	2.8	Xylem five-rayed	$2^1/_7$—1
„	K. and L., III, fig. 96	9.3	2.8	Large stem with stele about to fork, xylem double-starred, eight to ten rays	$3^1/_3$—1

a simple clepsydroid meristele. It seems probable that this is referable to the difference in size of the parts in question. The facts suggest again some degree of directness of the influence of the limiting factor, viz, a due proportion of surface to bulk in the conducting tracts.

Some very interesting results come from similar comparisons of the carefully scaled photographs of the Psilophytales published by Kidston and Lang (Trans. Roy. Soc. Edin. 1917—1921).

The stems vary from small size in Rhynia (3 mm. diam.) to considerable dimensions in Asteroxylon (9.3 mm. diam.), while in the latter a wide latitude of size has been observed. The stems of Rhynia major and the small stem of Asteroxylon all have a simple stele with its xylem oval in transverse section. They are all actually much smaller than the stem-steles of Botryopteris, and all of these share this simple, almost cylindrical form. The larger stems of Asteroxylon, however, contain a stele with its xylem stellate in transverse section, with deep involutions between the rays. It can hardly be doubted that this more complex form of a fluted column makes its appearance in relation to the larger size. Analogous results are given by stems of Tmesipteris, and the drawings by Holloway of the stele of T. lanceolata may be taken as an example.

Table IV. Steles of Tmesipteris lanceolata (after Holloway).

Ref. to Holloways figs.	Part of plant	Diam. of stele in mm.	Remarks
Fig. 81 .	Rhizome of young plant	0.09	Protostele: solid xylem core
Fig. 82 .	Rhizome of medium grown plant	0.17	Solid xylem core: medullation beginning
Fig 83 .	Large rhizome	0.28	Xylem divided into two bands by enlarging pith
Fig. 88 .	Aerial stem of adult plant	0.42	Xylem divided into five groups surrounding central pith

The similarity of behaviour of the stele as it increases in size between Tmesipteris and Asteroxylon is general rather than exact. The disintegration of the xylem proceeds further in the former than in the latter, and this is clearly in relation to a pith in Tmesipteris. But in both there is a departure from the approximately cylindrical xylem-core, and it is of such a nature as to provide an increased proportion of surface to bulk.

Such illustrations as those quoted above show clearly that with increasing size of the part the conducting strands are modified in the direction of decentralisation, and even of disintegration of the xylem,

and that the result operates in the direction of an increase of the surface of contact between it and the adjoining tissue. This may be apparent in many examples where the stele itself does not show any marked modification of outline. But it seemed desirable to extend these observations by more exact measurement. I therefore suggested to Mr Wardlaw that he should make a detailed analysis of some favourable examples of living plants, so as to be able to trace the proportion of surface to bulk of the conducting tissues, and especially of the xylem, as the part increases in size from small beginnings. A start was made with Psilotum triquetrum, and successive sections were taken at various levels from the stem of the same individual plant. The results are embodied in Table V, which with Table VI, is taken from a Memoir soon to be published in the Trans. Roy. Soc. Edin.

Table V. Psilotum triquetrum Sw.

	Diam. Stele in mm.	Measurements used for calculation, taken under a magnification of 140 diams.		Area : perimeter = Proportion of Bulk to Surface	Ratio of Area to Perimeter in a cylinder equivalent to the core of Xylem	Remarks
		Area of Xylem in Sq. cm.	Perimeter of Xylem in cm.			
1	0.17	0.27	2.5	1 : 9.26	1 : 6.82	Small protostele; Xylem solid
2	0.18	0.52	3.8	1 : 7.31	1 : 4.91	Xylem solid
3	0.24	0.73	4.3	1 : 5.90	1 : 4.15	Xylem solid
4	0.29	3.56	19.2	1 : 5.40	1 : 1.88	Xylem solid, slightly fluted
5	0 26	4.36	22.8	1 : 5.23	1 : 1.70	Xylem irregularly stellate
6	0.53	10.85	39.5	1 : 3.64	1 : 1.08	Xylem irregularly stellate. Beginning of formation of excentric pith
7	0.56	13 31	41.5	1 : 3.12	1 : 0.97	Xylem with irregular excentric pith
8	0.61	15.33	49.0	1 : 3.20	1 : 0.91	Xylem triangular; pith stellate
9	0.64	16.50	51.4	1 : 3.12	1 : 0.87	Xylem in plates round partly sclerosed pith
10	0.75	18.92	56.0	1 : 3.00	1 : 0.81	Xylem an interrupted ring round partly sclerosed pith

Ten sections were taken from the same shoot at successive levels, starting from the base of the rhizome. In these the diameter of the stele increased almost uniformly, from 0.17 mm. to 0.75 mm, as stated in the second column of the Table. The measurements of area and perimeter of the xylem were taken under a magnification of 140. The

measurements of the area of section of the xylem are stated in column three in square centimeters: here the estimate covers the whole area of the xylem irrespective of the cavities of the tracheides, which are on the average larger in the older steles than the younger. The results for the perimeter of the xylem are stated in centimeters: this connotes the linear outer limit of the xylem as a whole; or where it is disintegrated the sum of the limits of its several parts. Dividing the figures of the third column by those of the second gives the ratio of bulk to surface, as stated in the fourth column: while for comparison the fifth column gives what the ratio of bulk to surface would be if the whole xylem were regarded as a solid core of cylindrical form. The last column of the table describes verbally the condition of the xylem as seen in transverse section.

From this table it appears that as the size of the stele increases (column two), if the xylem were to increase still keeping its approximately cylindrical form but with the same bulk as observed, the ratio of surface to bulk would fall on attaining the size of section 10 to rather less than one eighth that in the small section I. (column five). But the figures of column four, which show the actual ratio for the living organism, indicate that by reason of the complicated contour of the xylem the ratio of surface to bulk falls only to rather less than one third. It thus appears that though the ratio would be materially reduced in either case, the actual plant has kept that reduction within limits by adopting the more complicated structure of the xylem. So far as the proportion of surface to bulk is concerned the risk has been diminished almost to one third by the structural change, as compared with what it would have been if the form of the xylem had been cylindrical.

A similar analysis of the stem-structure of Lycopodium scariosum var: Jussiaei was made, from the very young sporeling to the fully adult stem, the range of diameter of the stele being from. 0.11 mm. to 1.27 mm.

Here as the diameter of the stele increases to a multiple of over ten, the proportion of surface to bulk in the xylem reckoned as a simple cylinder, would have been diminished to one thirteenth of that of the sporeling (column VI). But the actual relation for the living organism shows that, by reason of the complicated contour of the xylem, the ratio of surface to bulk falls again to rather less than one third that in the small stele of the sporeling.

Such measurements as these make clearer the consequences of increase in size in protostelic plants. There is an actual loss in the

Table VI. Lycopodium scariosum var. Jussiaei Desv.

	Diam. Stele in mm.	Measurements used for calculation, taken under a magnification of 110 diams.		Area : Perimeter = Proportion of Bulk to Surface	Ratio. Area : Perimeter. The xylem in each Stele is regarded as magnified to Area of xylem in No. 7, but maintaining its own Construction	Ratio of Area to Perimeter in a cylinder equivalent to the Core of Xylem	Remarks
		Area of Xylem in Sq. cm.	Perimeter of Xylem in cm.				
1	0.11	0.32	4.0	1 : 12.50	1 : 0.96	1 : 6.27	Xylem an interrupted four-rayed star. (After Holloway)
2	0.26	1.53	11.1	1 : 7.25	1 : 1.22	1 : 2.86	Xylem an interrupted five-rayed star
3	0.29	2.20	14.6	1 : 6.64	1 : 1.34	1 : 2.39	Xylem an interrupted six-rayed star
4	0.39	3.38	20.7	1 : 6.12	1 : 1.54	1 : 1.93	Xylem an interrupted seven-rayed star
5	0.53	8.31	45.6	1 : 5.49	1 : 2.16	1 : 1.23	Stele with 3—4 parallel dorsiventral plates
6	0.96	30.01	136.9	1 : 4.56	1 : 3.41	1 : 0.65	Xylem an elaborate dorsiventral sponge 5—6 irregular plates
7	1.27	53.70	240.5	1 : 4.48	1 : 4.48	1 : 0.48	Xylem a still more elaborate dorsiventral sponge

proportion of surface to bulk in both examples quoted. But it is very much less than it would have been if the xylem had had the form of a simple cylinder. Assuming that the proportion of the surface of interchange to the bulk of the conducting tract is of physiological importance, we may conclude that in the living examples the proportion has been retained within a practicable margin by the structure that is seen in them. On the other hand we may hold it as probable that the loss in that proportion in a similar mass of tissue of simple cylindrical form would have been so great that it would prove insufficient for the purposes of physiological interchange.

These results raise two questions of interest, the one physiological the other morphological and comparative. The importance of the relation of the tracheal system to living cells has long been recognised. Westermaier and Godlewski suggested their active cooperation in the movement of the transpiration-stream: and though their function in this respect has since been held in doubt in certain quarters, this cannot affect the fact of the constant anatomical relation, which in itself

would make some common function appear probable. The discussion of this whole subject received a fresh impetus from the Address of Professor H. H. Dixon to Section K of the British Association at Hull, in 1922, in which he ruled out the participation of the bast in the longitudinal transport of organic substances in plants. He points out that „its distribution and conformation are such that while it possesses „a very small cross-section, it appears with the other living elements „of the vascular bundles, medullary rays, wood-parenchyma, &c, to pre- „sent a maximum surface to the tracheae. This large surface may find „explanation in the necessity for interchange between the living and „dead conduits. The colloidal contents of the former render this pro- „cess slow, hence the necessity for the large surface of interchange to „enable sufficient quantities of organic substances to be abstracted from „and introduced into the tracheae to meet the needs of the plant". Coming from so high an authority on the movements of fluids and solutes in plants as Prof. Dixon, the importance of the large surface of interchange may be accepted not as a mere assumption, but as a belief well founded physiologically. The point of the present discussion has been to show how the primitive plant, as it increases in size under the principle of similar structures, actually does maintain a high proportion of surface to bulk of the conduction-tissues, by modification of the plan of them as it grows larger: and that thereby the fall of that proportion consequent on increase in size is kept within limits.

On the side of comparative morphology it will be asked, If the proportion of surface to bulk acts as a limiting factor, determining the conformation of the conducting tracts in any enlarging plant, how far can characters thus imposed by mere physical laws upon plants of distinct affinity be held as valid material for comparison as to Descent, and ultimately for sytematic arrangement? For instance, it will be asked, "How far can polycycly in Ferns be used as a sign of affinity"? Is the fluted form of the xylem (stellate in transverse section) seen in Asteroxylon, Asterochlaena, Psilotum, Cheiropteris, and Lycopodium, or even in roots at large, be held as a sign of anything more than a common developmental response to the incidence of the limiting factor of size? Or again, is solenostely as seen in Ferns, and in Selaginella laevigata var. Lyallii anything more than a method, similarly carried out, of evading its incidence? Such questions as these impose increased caution in comparison, but they need not negative the judicious use of such features altogether. Neverthelerss it will be clear that the more nearly the characteristic features that are used

comparatively are related to such general phenomena as increase in size, and the more remote the affinity of the plants in which they are compared, the less trustworthy they become as evidence of relationship, for the stronger will be the probability of their having arisen by homoplasy. Already one anatomical feature formerly ranked as of high value has been lowered in general estimation by the proof that it has appeared repeatedly in distinct phyla; viz, cambial activity, which was a cardinal point in the arguments of the old French schools. We must now be prepared for some of the characteristic marks of primary vascular development following in the same downward course of estimation. The stellate stele, medullation, stelar decentralisation and disintegration, so far as they may be proved to be results of such increasing size as may appear in any primitive but enlarging organism, will lose grade. The long arm of homoplasy will seize them, and will place them in their due rank among the features that count less heavily than before in comparison and in classification.

The relationships of the Anthocerotaceae.

By **Douglas Houghton Campbell,** Stanford University.

With 5 figures in the text.

The Anthocerotaceae constitute an extremely natural family, but their relation to the other Archegoniates is by no means clear, although they have been the subject of repeated investigations.

The discovery of some remarkable specimens of Anthoceros fusiformis, in which the sporophyte had attained quite extraordinary size and almost complete independence, has led the writer to a consideration of the Anthocerotaceae as a whole, with the hope of perhaps throwing more light upon their systematic position.

At the present time there is some diversity of opinion as to the rank of the Anthocerotaceae. Usually looked upon as an order, Anthocerotales, belonging with the Hepaticae, and coordinate with the Sphaerocarpales, Marchantiales and Jungermanniales, it has also been proposed to regard the group as a class, Anthocerotes, equivalent to the whole of the Hepaticae on one hand, and the Mosses (Musci) on the other[1]). The writer is inclined to accept the latter view; but whichever view is adopted, the relation to the other Liverworts is very obscure.

The striking similarity of the young sporophyte in the Anthocerotaceae and Sphagnum has suggested a possible connection between the Anthocerotaceae and the Mosses; and of course the highly developed sporophyte of Anthoceros, with its well organized system of photosynthetic tissues and its protracted growth, at once invites comparison with the sporophyte of the simpler Pteridophytes.

The simple gametophyte of the Anthocerotaceae may also be compared to that of the lower Ferns, and strengthens the theory of a possible genetic connection.

On the other hand, the simple gametophyte of the Anthocerotaceae resembles such Green Algae as the Ulothricales, most of them having a single alga-like chromatophore, often with a conspicuous pyrenoid.

1) Howe, M. A., Bulletin Torrey Botanical Club, XXV, p. 17, 1898.

Thus, in a sense, the Anthocerotaceae are a synthetic group of plants, with possible relationships to the Bryophytes and Pteridophytes on one hand, and to the Green Algae on the other.

The gametophyte of the Anthocerotaceae may be either a dichotomously branched solid thallus, much like that of Aneura, or the prothallium of the Marattiaceae; or it may develop large lacunae suggesting the thallus of the simpler Marchantiales, except that the lacunae are not air chambers, but are filled with mucilage. In Dendroceros this thallus has a thick midrib and lateral wings, one cell thick, so that it resembles such Liverworts as Metzgeria or Pallavicinia, or the prothallia of Osmunda or Gleichenia.

The cells are similar throughout the gametophyte, and in most cases each contains a single alga-like chromatophore with a distinct pyrenoid. In the genus Megaceros, the number of chromatophores in the larger inner cells of the thallus may be as many as twelve, and in M. Tjibodensis, no pyrenoid could be detected[1]). Megaceros, therefore, as regards the cell structure, is intermediate between the typical Anthocerotes and the other Archegoniates.

The sex organs of the Anthocerotaceae differ in certain respects from those of the other Bryophytes, and show some points of resemblance, especially in the archegonium, to the lower Ferns (Eusporangiatae).

The antheridium, instead of developing directly from a superficial cell, as in all other Bryophytes, is endogenous in origin. A superficial cell divides by a periclinal wall into an outer and inner cell, from the latter of which the antheridium originates, so that it lies in an entirely closed cavity. In Dendroceros and Megaceros (fig. 1, *C. D*) the inner cell at once forms a single antheridium; but in Notothylas (fig. 1, *A. B*), and most species of Anthoceros, the mother cell usually divides into four, each daughter cell giving rise to an antheridium, and there may be found also, secondary antheridia, arising by budding from the base of the primary ones. The early stages of the antheridium in the lower Pteridophytes is like that of the Anthocerotes, but the inner cell forms at once a mass of sperm-cells (fig. 1, *E, F*).

The archegonium differs much in appearance from that of the typical Liverworts. Instead of projecting above the level of the thallus the mother-cell remains level with its neighbors, so that except for the cap cells of the neck the whole archegonium is embedded in the tissues of the thallus, resembling thus, in a very striking degree, the arche-

---

1) Campbell, D. H., Annals of Botany, vol. XXI, Oct. 1907.

gonium of the Marattiales, a primitive order of Ferns (fig. 2). In the latter, as well as in the Anthocerotes, the divisions in the archegonium mother-cell, by which the axial row of cells is formed, is the same as in the typical Liverworts.

The question naturally arises as to whether the condition found in the Anthocerotaceae is primitive or secondary.

The origin of the reproductive organs of the Archegoniates has been the subject of much speculation. Perhaps the theory that they

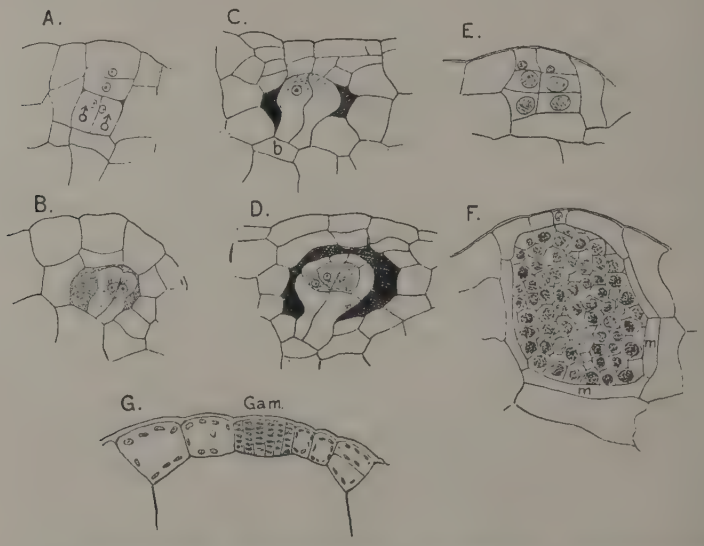


Fig. 1. *A*, *B* Young antheridia of Notothylas; the mother cell divides into separate antheridia, ♂. *C*, *D* Similar stages in Megaceros; the mother cell forms a single antheridium. *E* Young; *F* nearly ripe antheridium of a eusporangiate Fern (Kaulfussia). *G* Plurilocular gametangium of a Brown Alga (Pogotrichum). G, after Oltmanns.

have been derived from structures resembling the plurilocular gametangia of the Phaeophyceae is the most plausible; but it is highly improbable that the strictly marine, Brown Algae could be the progenitors of the Archegoniates, which much more likely are descended from some forms allied to the fresh-water Ulothricales.

Plurilocular gametangia are almost unknown among the Green Algae, perhaps the nearest approach to such structures being the groups of antheridial cells found in Coleochaete scutata. Each cell of such a group divides by division walls into four small cells, in each one of

which a single spermatozoid is developed. It is quite conceivable that plurilocular gametangia, both male and female, comparable to those of the Phaeophyceae, may have developed in those Green Algae from which we may assume the primitive Archegoniates were derived.

In comparing the gametangia of the Brown Algae with the sex organs of the Archegoniates, the elengated gametangia of forms like Ectocarpus have usually been compared to the free archegonium and antheridium of the Mosses[1]); but it may be that the structure of these organs in the Anthocerotaceae more nearly approaches the gametangia of the ancestral Algae than do those of the typical Liverworts and Mosses.

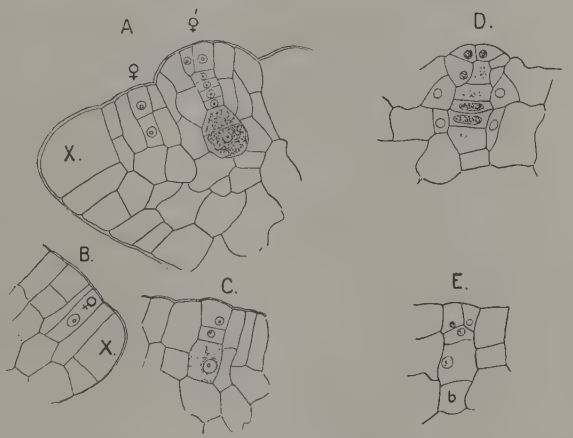


Fig. 2. *A* Apex of thallus of Notothylas, showing two archegonia, ♀. *B, C* Two young archegonia of the same. *D* Archegonium of a eusporangiate Fern (Angiopteris). *E* Young archegonium of the same.

The submersed antheridia and archegonia of the Anthocerotaceae could hardly have arisen from elongated free gametangia like those of Ectocarpus, but might, perhaps, be compared to the antheridial complex of Coleochaete scutata, or the submersed gametangia of Pogotrichum (fig. 1, *G*).

The question then might be raised whether the reproductive organs of the Hepaticae and those of the Anthocerotes have arisen independently, or whether one has been derived from the other.

The theory of the derivation of the sex organs of the Archegoniates from plurilocular gametangia of some sort, assumes that the wall cells of the antheridium, and the outer cells of the neck and venter of the archegonium result from a sterilization of the superficial cells of this gametangium, while the spermcells, and the canal-cells and ovum of the archegonium, represent the fertile tissue.

1) Davis, B. M., The Origin of the Archegonium. Annals of Botany, vol. XVII, 1903.

If we assume that the reproductive organs of the Anthocerotaceae have been derived directly from a simple submersed gametangium we may suppose that an intermediate condition would be the separation of an outer sterile cell from an inner fertile one, the latter developing at once into a mass of gametogenic cells. Such a condition actually is found at present in the antheridium of the eusporangiate Ferns (fig. 1, *E*, *F*); but whether this is a retention of a primitive character, or is reduced from such a condition as that in the Anthocerotaceae, it would be impossible at present to determine.

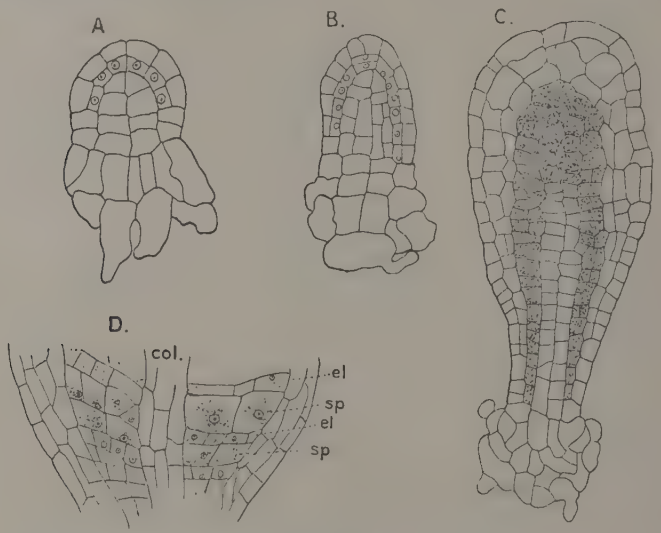


Fig. 3. *A* Embryo of Anthoceros; *B* Megaceros; *C* Notothylas; the great development of sporogenous tissue (shaded), in the apical region, is characteristic. *D* Basal region of an older sporophyte of Notothylas, showing the massive archesporium with alternate fertile (*sp*) and sterile (*el*) tissue, *col* columella.

It is the sporophyte structures, however, that have been the subject of most of the investigations on the Anthocerotaceae. While there is a good deal of difference in the relative importance of the sporogenous and vegetative tissues, so far as the early development of the embryo is concerned they all agree very closely.

The most marked feature of the embryo is the origin of the archesporium, or primary sporogenous tissue, which differs from that of all other Bryophytes, so far as is known, except Sphagnum.

The central tissue (endothecium), which in other Liverworts and most Mosses gives rise to the sporogenous cells, in the Anthocerotaceae

forms a sterile columella, while the sporogenous tissue is derived from the outer tissue (amphithecium) (fig. 3, *A*, *B*).

In Notothylas (fig. 3, *C*, *D*), the simplest member of the family, the apical region of the sporophyte continues to show active cell-division for a long time, and there is a great increase in the sporogenous tissue lying above the columella. According to Leitgeb's studies on N. fertilis, the smaller sporophytes may be quite destitute of a columella, although in the normally developed ones a columella was present.

Lang [1]), who investigated N. Breutelii, found that a columella was present in the normal sporophytes, and the sporogenous tissue of amphithecial origin as in the other Anthocerotaceae; but he furthermore states that except in the basal regions the cells of this endothecium became sporogenous, and that in consequence the columella of the ripe sporophyte was very short, and the greater part of the capsule was occupied exclusively by spores and elaters.

Leitgeb supposed that the sporogenous tissue arose from the endothecium, and that the columella was a secondary structure; but this view is not borne out by any of the subsequent investigations upon serial microtome sections.

The writer has examined carefully the development in two species, N. orbicularis [2]) and N. Javanicus. In both of these the sporogenous tissue was cut off, as usual, from the amphithecium and a columella was present. In N. Javanicus the smaller capsules showed a decided reduction in the size of the columella, and it is possible that in this species a complete suppression of the columella might occur; but no cases of this kind were seen, and we doubt if such is ever the case.

In all the genera, except Notothylas where the basal growth is limited, there is a long continued growth in length, due to the development of a meristem between the foot and the spore-producing portions of the sporophyte. From this meristem new elements are added to both the sporogenous and vegetative tissues of the growing sporophyte, which gradually ripens and discharges the spores in the older apical region.

In the larger species of Anthoceros, active growth may continue for several months and the sporophyte finally reaches a length of several centimeters. As there is a well-developed photosynthetic system, with abundant green tissue and stomata as well, there is no inherent

1) Lang, W. H., Annals of Botany, XXI, 1907.

2) See also Mottier, Annals of Botany, 1894.

reason why the sporophyte should not continue to grow as long as an adequate water-supply is provided.

In most species of Anthoceros the sporogenous tissue is reduced to a single layer of cells surrounding the columella, which at first probably acts as a water-conducting strand, but which later drys up as the spores develop. A very large foot, whose superficial cells are somewhat rhizoid-like and are intimately associated with the surrounding tissue of the gametophyte, is a very efficient agent in absorbing from the gametophyte the water necessary for the growth of the sporophyte. If the water-supply is cut off by the drying up of the gametophyte, or injury to the foot, the sporophyte necessarily soon perishes.

A comparison of the four genera of the Anthocerotaceae shows a gradual reduction in the sporogenous tissue and a corresponding increase of the vegetative structures.

In Notothylas, where the full-grown sporophyte rarely exceeds 3—4 mm in length, the sporogenous tissue consists of three to four layers, surrounding the slender columella (fig. 3, *D*), while the foot is much reduced in size and the green tissue is also much less developed than in Anthoceros; the stomata are absent from the epidermis, as they are also in Dendroceros and Megaceros. The latter, which is intermediate between Notothylas and Anthoceros in the development of the sporogenous tissue, has the foot and basal meristem very much as in Anthoceros, and the sporophyte may rival in length the largest species of Anthoceros. The spores and elater-like sterile cells, however, are much more like those of Dendroceros. Megaceros, as regards the sporophyte, thus resembles Notothylas in the amount of sporogenous tissue developed, Dendroceros in the character of the spores and elaters, and Anthoceros in the large size and long-continued growth.

In all normal cases, sooner or later, the sporophyte ceases to grow, the foot withers, and all the spores are shed.

In California the common species of Anthoceros remain dormant during the rainless summer, revive promptly with the first autumn rains, and very soon after, fecundation takes place and the growth of the sporophyte begins, to continue through the winter and spring, finally dying after the rains cease.

One of the commonest species is A. fusiformis, whose abundant sporophytes often attain a length of 6 cm. or more, and the patches of fruiting plants look like tufts of fine grass.

In August 1923 the writer's attention was called to some extraordinarily large sporophytes of this species, collected by Professor

G. J. Peirce near Carmel, on the California Coast not far from Monterey[1]). Material was collected in August and September, and had evidently survived the dry season, having grown on the bank of a small stream, where the soil had remained moist. Some of these sporophytes had attained the remarkable length of 16 cm. and were still growing vigorously.

An examination of these showed not only a great growth in length, but there was a notable increase in thickness — in extreme cases twice the usual diameter. There was also a marked increase in the size of the foot, which in some cases, apparently, was able to take up water directly, owing to the withering of the gametophytic tissue between it and the soil.

Most remarkable, however, was the almost complete suppression of the sporogenous tissue in the lower part of the sporophyte, and an extraordinary development of the columella, which formed a large central conducting strand, very much thicker than the normal columella, and in direct contact with the massive green cortical tissue, which was also very much better developed than in the normal sporophyte.

Sections of such a sporophyte (fig. 4, *D*, *E*) showed it to be a solid cylinder of green tissue with a massive central strand of elongated colorless cells, which are very similar in appearance to the procambium cells of the young sporophyte of the Ferns. So far as one could judge, these sporophytes were practically independent of the gametophyte, which was often more or less completely dried up.

This attainment in Anthoceros of the essentially complete independence of the sporophyte, characteristic of the Pteridophytes, brings up again the controversy as to the possible origin of the latter from forms related to the Anthocerotaceae.

In conjunction with the resemblances in the sexual organs between the Anthocerotaceae and the lower ferns, to which the writer has already called attention[2]), this demonstration of the capability of Anthoceros to develop in addition to the complete photosynthetic apparatus efficient absorbing and conducting tissues, furnishes a strong argument in favor of the assumption of a real relationship between the Anthocerotaceae and some primitive pteridophytic type, and the correctness of the antithetic theory of alternation of generations in the Pteridophytes.

---

1) A preliminary note (Science, LVIII, 307—8, Oct. 1923) was published by the writer, and a full account in the Annals of Botany, July, 1924.

2) Mosses and Ferns, 2ad Edition, p. 301.

Especially remarkable is the extraordinarily close resemblance which these large Anthoceros sporophytes bear to certain extremely ancient fossils, the earliest vascular plants of which we have any knowledge. These "Rhyniaceae" [1]) date from the lower Devonian, and their structure, which has been perfectly preserved, may be very exactly compared with that of the Anthoceros in question. They were small leafless plants with no roots, but with the shoots arising from a branched rhizome, or tuber-like base. The rhizome showed a central vascular bundle like that of the upright shoot, which differend mainly from that of Anthoceros in being dichotomously branched, and in possessing tracheary tissue, sometimes, in the slender branches reduced to one or two tracheids. The tuber-like base of Hornea was destitute of any vascular bundle and closely resembled in structure the foot of the sporophyte in Anthoceros.

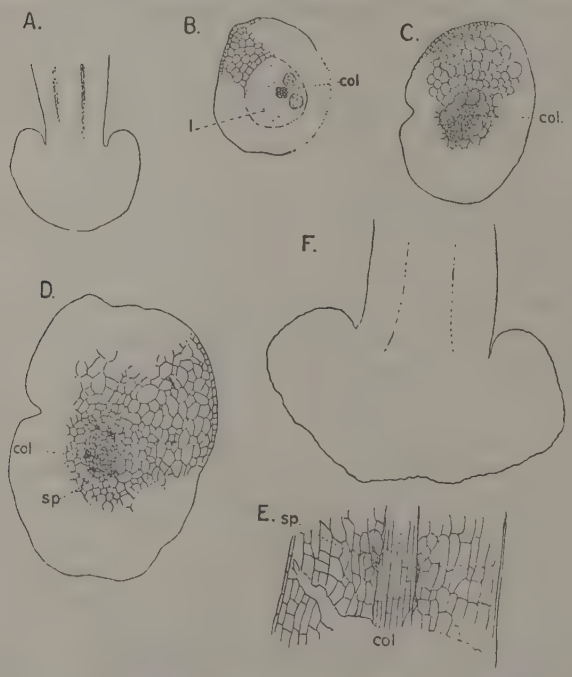


Fig. 4. *A* Longitudinal section of the base of a normal sporophyte of Anthoceros fusiformis. *B* Cross-section of normal sporophyte showing the small columella (*col*) lying in a large lacuna (*l*). *C* Cross-section of a large sporophyte of the same species, in which the columella is much enlarged, and no lacuna is present. *D* Cross-section of a still larger specimen in which the sporogenous tissue (*sp*) is almost entirely abortive, and the columella is in direct contact with the cortical tissue. *E* Longitudinal section of the sporophyte shown in *D*. *F* Foot of a very large sporophyte. All figures drawn to same scale.

The sporangium of the Rhyniaceae was a terminal structure, sometimes showing a columella, and at once suggests a comparison with the

1) Kidston and Lang: Transactions, Royal Society Edinburgh — vol. LI. pt. III (1917); ibid. vol, LII. pt. III (1920).

capsule of Anthoceros. Altogether, these early fossils are very much what one would expect to find on the assumption that they were derived from some such Anthoceros sporophyte as those described in the foregoing pages.

Whether the sporophyte of the Anthocerotaceae has been derived from some type belonging to the Hepaticae is a question about which there may well be a difference of opinion. Cavers[1]) thinks the Anthocerotaceae may have come from forms allied to Sphaerocarpus, and that the peculiarities of the reproductive organs and sporophyte are secondary. Like Leitgeb, he believes the columella is the result of a sterilization of the archesporial tissues, and comparable to the basal sheaf of elaters in Pellia.

Lang[2]) considers Notothylas to be a reduced form, and while the amphithecial archesporium of the Anthocerotaceae is secondary, the sporogenous character of some of the columella cells of Notothylas, is not a reversion to a more primitive condition.

The writer believes that the sporophyte of Notothylas is really the most primitive among the Anthocerotaceae, and does approach most nearly that of the true Liverworts; although it must be said that the evidence of any but a very remote relationship between Anthocerotaceae and Hepaticae is not very convincing. The later studies on the sporophyte of Notothylas lend little support to Leitgeb's views as to the nature of the columella.

While a comparison of the sporophyte of Notothylas with that of Sphaerocarpus has been made, perhaps a still greater resemblance might be found to that of Cyathodium, a very simple member of the Marchantiales. In this genus the sporophyte has a foot which, like that of the Anthocerotaceae, develops rhizoid-like outgrowths. Cyathodium, and the related Targionia, also recall the Anthocerotaceae, especially Megaceros, in the large size and small number of the chromatophores. However, these resemblances may, very likely, not indicate any real relationships.

More nearly resembling the condition in Notothylas is that in one of the Jungermanniales, Pallavicinia (Mittenia) Zollingeri. The young sporophyte has the archesporial tissue in the form of a shallow inverted bowl, the underlying sterile tissue having somewhat the same relation to the archesporium as the columella in the Anthocerotaceae (fig. 5).

---

1) Cavers, G., Reprint No. 4. New Phytologist, 1911.
2) Loc. cit.

It may be that instead of the Anthocerotaceae being an offshoot of the Hepaticae they are the older group from which, perhaps, the Hepaticae have sprung. Of course this would imply the former existence of Anthocerotaceae with much simpler sporophytes than any existing species.

The theory that the lower Mosses (Sphagnales) are related to the Anthocerotes is quite reasonable. The extraordinarily close resemblance of the embryo of Sphagnum to that of Anthoceros has been frequently noted. There is the same development of a columella surrounded by a sporogenous layer derived from the amphithecium, while in all other Mosses the archesporium arises from the endothecium.

While the leafy gametophyte of Sphagnum is very different from the thallose gametophyte of Anthoceros, it is significant that the protonema is a liverwort-like thallus, instead of the filamentous type found in most Mosses. In Sphagnum, however, there are filaments growing from the margin of the thalloid protonema, which resemble very closely the filamentous protonema of the typical Mosses, and it is quite conceivable that the protonema of the latter is secondary, derived from an originally thallose form, like that of Sphagnum. The sex organs of Sphagnum resemble moro nearly those of the typical Liverworts than do those of the higher Mosses.

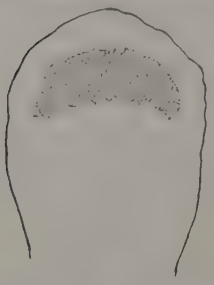


Fig. 5. Section of young sporophyte of Pallavicinia Zollingeri, showing the extent of the archesporium.

It is quite possible, therefore, that we should look for the origin of the Mosses in forms related to the Anthocerotes, and that Sphagnum is the nearest approach to the latter, among the existing forme, and thus connects the Anthocerotes with the highly specialized Bryales, the predominant moss-type of the present time.

The extraordinarily close resemblance of the large sporophytes of Anthoceros fusiformis to the Rhyniaceae, the oldest known vascular plants, is, in the opinion of the writer, an indication of a real relationship between the latter and the Anthocerotes, or some forms much like them. This was recognized by Kidston and Lang, although they hesitate about accepting this hypothesis.

As to the possible derivation of the existing Pteridophytes from similar ancestral forms, the writer feels that this is made more probable by the demonstration of the capacity of Anthoceros fusiformis to attain practical independence for its sporophyte.

While the writer has long maintained the belief that the Ferns are descended from some form similar to Anthoceros, he has recognized certain objections to assuming a direct connection with the existing Anthocerotaceae. While there are undoubtedly striking similarities in the reproductive organs, especially the archegonium, the differences are too great to warrant the assumption of any direct origin from the Anthocerotaceae.

Moreover, there are strong reasons for believing that the Pteridophytes are polyphyletic in origin. The megaphyllous Ferns, with large multi-ciliate sperms, have presumably had a quite different origin from the microphyllous Lycopods, with their small biciliate sperms. Whether the Equisetineae and Psilotineae are remotely related to the same stock as the Ferns, which is not impossible, we shall not discuss here.

We can, of course, picture to ourselves an Anthoceros-like plant in which the antheridium was simpler than in the living forms, and more like that of the lower Ferns, and having similar sperms. From such a form with large, long-lived sporophyte, an Ophioglossum-like fern might have developed. Of the existence of such a hypothetical ancestor of the Ferns, however, it must be admitted that we have no positive evidence.

Conclusions.

1. The Anthocerotaceae differ sufficiently from the other Archegoniates to warrant their separation as a class, Anthocerotes, coordinate with the Hepaticae and Musci.

2. The gametophyte of the Anthocerotaceae is probably the most primitive in structure of any of the Bryophytes, especially in the Alga-like chromatophores.

3. It is not unlikely that the submersed reproductive organs of the Anthocerotaceae are primitive, rather than secondary structures, and may have been inherited from some green Alga with reproductive organs resembling the plurilocular gametangia of the Phaeophyceae.

4. The Anthocerotaceae are, in a sense, a synthetic group, with suggestions of relationship on the one hand to Algae, and on the other to all the other classes of Archegoniates.

5. The relationship with the Hepaticae is obscure, but it is quite as likely that the Hepaticae originated from Anthocerotaceae as that the latter are an offshoot from the lower Hepaticae.

6. A real relationship between Anthocerotes and Musci, through Sphagnum, is quite conceivable.

7. The discovery that the sporophyte of A. fusiformis, under certain conditions, may become practically independent is a very strong argument in favor of the antithetic theory of alternation of generations in the Pteridophytes.

8. The very close resemblance between the large sporophytes of Anthoceros fusiformis and the Devonian Rhyniaceae warrants the assumption of a real relationship between the latter and the Anthocerotes.

9. The existing Pteridophytes are almost certainly of polyphyletic origin, but all might be traced back to similar, but not necessarily closely related, ancestors. These ancestral forms presumably had sporophytes similar in structure to that of Anthoceros.

Douglas Houghton Campbell,
Stanford University, Calif.

May 24, 1924.

On the Occurrence of Subalpine Vegetation at a low Level in the Fiord Botanical District (New Zealand) and other Matters pertaining thereto.

By **L. Cockayne.**

The West Arm of Lake Manapouri (45° 30′ south lat.) lies, in a straight line, only some 13 km. from Deep Cove, Doubtful Sound, with which it is now connected by a walking track about 21 km. long which crosses the Divide at Wilmot Pass, a low saddle only 671 m. high. This path was cut through the forest about 20 years ago, but it has only come into general use recently, the undergrowth having been removed. In connection with my studies of the Nothofagus forests for the State Forest Service it was my good fortune to make the excursion, extending from February 27th to March 2nd of this year (1924), from the Lake to the Sound and back, and to camp for a part of that time in the vicinity of the locality dealt with in this paper.

The track from the Lake follows the River Spey through fairly dense Nothofagus Menziesii forest until a height of about 213 m. is gained, when, turning northwards, it ascends a rather steep spur covered with Sphagnum — a striking tribute to the high rainfall — and, at a height of only 457 m., all on a sudden emerges into a small valley destitute of trees, but clothed with low-growing plants and shrubs, after crossing which it again plunges into the forest. This sudden change in the character of the vegetation at so low a level is most unexpected.

The surface of the valley is fairly even, but it slopes considerably towards the Dashwood Stream which drains it on the westward side. The plant-covering consists of three associations which may be called, wet herb-field, shrubland and low forest; perhaps it might be well to separate Sphagnum bog from the herb-field, but the exact classification of the vegetation matters little, the points of interest being its composition and its relation to that of a higher altitude, as also the subalpine charakter of so many of its species.

The wet herb-field

varies in its composition according to the amount of Sphagnum present, but almost everywhere the peaty soil must always be sopping wet. Estimating dominance by the space occupied and by conspicuousness and not by the number of individuals, the dominant plant is Hebe buxifolia[1]) in several forms; the grass-like form is greatly in evidence and is represented by Agrostis pilosa, Carex ternaria, Danthonia Buchanani, Hierochloe redolens and Poa Colensoi; there are many plants of Celmisia verbascifolia with long, broad, soft, erect, pale-green leaves — here invariable since the other species with which it crosses are absent; the following are also common: pale-green mats of the creeping Celmisia glandulosa var. vera, the summergreen Chrysobactron Hookeri, a species of Euphrasia with rather large, yellow-eyed flowers, a species of Gentiana belonging to the Griesbachii group, broad, green mats of Ourisia macrocarpa var. cordata, the rush-like Schoenus pauciflorus and the rather grass-like Senecio Lyallii; the following occur here and there but not in profusion: the creeping Blechnum penna marina, Geranium microphyllum, Ranunculus foliosus, small colonies of R. Lyallii and Viola Cunninghamii. A good many shrubs are dotted aboret especially: Aristotelia fruticosa, Carmichaelia grandiflora, Cassinia Vauvilliersii, Coprosma ramulosa, C. rhamnoides, Hebe salicifolia var. communis, Nothopanax Colensoi, Olearia Macphersoni[2]), O. ilicifolia, Senecio elaeagnifolius and Suttonia divaricata.

The shrubland

is about 1.8 cm. high; Olearia Macphersoni is dominant and gives a brownish coloration to the association; Hebe subalpina is fairly common and there is some Coprosma ciliata and a species of the same genus with small leaves and orange drupes; some of the other shrubs cited above are almost certain to be present, though not mentioned in my notes.

The low Forest

consists principally of Gaya Lyallii, but it is not confined to the locality here being dealt with and is better represented on the east

1) This has usually been treated as a section of Veronica.

2) A provisional name for this plant which is allied to O. divaricata and belongs to the O. virgata group.

side of Wilmot Pass. There the Gaya is about 7.5 m. high. The trunks are thickly covered with moss and also bear many epiphytic plants of Asplenium flaccidum; they branch abundantly with many slender, far-extending, horizontal branches which are covered thickly with the pale-green, deciduous leaves furnished with long "drip points". The associated plants are Aristotelia fruticosa, several species of Coprosma, Hebe salicifolia var. communis and Olearia ilicifolia; much of the hanging moss, Weymouthia Billardieri, depends from the Gaya branches. Dark masses of Polystichum vestitum form a low, dense undergrowth.

If the general distribution of the foregoing species is considered, it will be seen that all are common members of the subalpine flora of New Zealand and that the following[1]) are purely mountain species: Celmisia verbascifolia, C. glandulosa, Coprosma ramulosa, the species of Euphrasia, Hebe subalpina, Ourisia macrocarpa var. cordata and Ranunculus Lyallii. The vegetation, then, described above is distinctly subalpine in character notwithstanding it does not match any existing subalpine plant-association, if the Gaya forest be excepted.

The occurrence of high-mountain plants at an altitude considerably lower than they are generally found is by no means unusual in those parts of the South Island of New Zealand with a high rainfall and the outlying Subantarctic Islands. The phenomenon derives its special interest from its not being connected with a particularly low temperature; it cannot, indeed, be compared with the occurrence of alpine plants in the Northern Hemisphere both on high mountains and in arctic lands.

The winter cold of New Zealand cannot be really severe at any place where the indigenous plants grow. This is plainly shown by the fact that comparatively few of the subalpine and alpine species can tolerate the moderate winter cold of Great Britain in general and can only be grown successfully in those localities with particularly mild winters. In the southern part of the South Island of New Zealand last winter (1923) did for more damage than usual to both exotic and indigenous plants. At Queenstown (45° south lat., and altitude 310 m.), for instance, though there was almost constant frost for six weeks, and many supposedly hardy plants were killed, so far as I could ascertain, the thermometer did not fall below — 11° C. But, even if the cold

1) Of course some may come to the lowlands by means of waterfalls, landslips etc., but their establishment is not permanent.

were greater, it certainly cannot have nearly reached — 17° C. for Eucalyptus Gunnii, juvenile E. globulus[1]) and Pinus radiata were undamaged.

During a visit to Queenstown on October 10th, 1923, I was able to see clearly the effect of this unusual period of frost and found that the following species, which ascend to above the forest line, were killed or damaged: Gaultheria perplexa, Leptospermum scoparium, Myrtus pedunculata, Nothopanax Colensoi, Olearia arborescens, O. Forsteri[2]), Phormium Colensoi, Senecio cassinioides (never descends to the lowlands) S. elaeagnifolius and Weinmannia racemosa. Also virtually all the purely lowland and coastal species were either killed outright or damaged more or less, and not only those cultivated in the gardens but others growing naturally in their habitats.

As I have pointed out elsewhere[3]), the species common to the lowlands and the high mountains fall into the three categories of, (1) those finding a continuous path by way of the tussock-grassland from the one belt to the other, (2) those having stony river-bed as their path, and (3) those restricted to those parts of New Zealand possessing a more or less subantarctic climate. It is this last class which alone concerns this paper for the plants belonging to the other classes are frequently as much lowland as subalpine.

This particular climate reaches its extreme development in the Subantarctic Islands of New Zealand. It is distinguished by many rainy days with cold rain, or sleet; no great extremes between the summer temperature, which is low, and that of winter; very frequent cloudy skies and but little bright sunshine; a low snowfall; and frequent violent gales. Correllated with these climatic conditions, and functioning as a powerful ecological factor, is the deep wet peaty soil.

Speaking of New Zealand generally, the high-mountain climate — even of the North Island — is of a subantarctic character. In the South Island, extending from the west coast to the average line on the east reached by the heavy north-westerly downpour, there is a

1) Adult trees of Eucalyptus globulus were killed.

2) This species according to "The Manual of the New Zealand Flora" does not ascend higher than 457 m., but I have noted it growing on rock and so unprotected, by a snow covering at more than 1200 m. altitude in the Inland Kaikoura Mountains.

3) "The Vegetation of New Zealand." "Die Vegetation der Erde", 1921, Bd. XIV, pp. 175—176.

modified climate of the above character, which becomes gradually more marked in proceeding from north to south owing partly to increase of rainy days and rainfall, that of the Fiord Botanical District reaching to, at least, 625 cm., and partly to decrease in summer temperature and increase in cloudy days. The cold, violent, south-west, rain-bringing gales specially affect Stewart Island and the South Otago Botanical District, so that the south of Stewart Island differs but little in its ecological factors from those of the Subantarctic Islands proper.

Where this subantarctic climate flourishes, given open, peaty ground at sea-level, high-mountain species, and even associations, can be established. The main subject of this paper is a case in point. The small valley where grow the plant-associations already described is so insufficiently drained, notwithstanding its being crossed by several rapid small streams, that forest-trees cannot become established. Seedling trees on Sphagnum can only survive if they grow faster than the moss, and this is usually impossible in the wet climate. At any rate subalpine bog plants, and most of those cited for the herb-field are of that character, are far better adapted for the conditions than forest species, and will be the first arrivals. Even on the side of the track cleared through the forest, leading from the little valley towards Wilmot Pass, several species of Ourisia, and some other subalpine herbs, are now growing vigorously. In a far drier climate — Mount Miromiro (North-eastern Botanical District) — I noted that, where the Nothofagus cliffortioides forest had been burned, it was not forest plants which appeared but subalpine vegetation and that Celmisia Traversii and its hybrid, ×. C. Morrisonii, occupied large areas of the cleared ground at not less, than 300 m. lower altitude than they occured originally.

In the Subantarctic Islands themselves, when forest, or scrub, is not occupying the ground, at sea-level there are associations of a typical subantarctic type. This is also the case in the south of Stewart Island where there is at sea-level a truly subalpine association, recalling the flat-topped mountains of the South Otago District at 1524 m. in the presence of Astelia linearis, Caltha novae-zelandiae, Celmisia argentea, C. linearis, Donatia novae-zelandiae, Drapetes Dieffenbachii, Gaimardia ciliata, Liparophyllum Gunnii, Pentachondra pumila and Senecio Lyallii.

To sum up, it seems probable that, where there is a subantarctic climate in New Zealand, the occurrence of high-mountain plants is not a matter of altitude, but rather of opportunity, and, given ground to

grow upon, they will become established and form associations almost anywhere. But there is the forest to compete with, and in most places a tree community will clothe the lower mountain slopes up to a limit determined ty the amount of winter snow these evergreen trees can tolerate. Then come the shrubs but they, too, have their snow-tolerating capacity. Thus, there is no space for the mountain low shrubs, semi-woody plants, cushionplants, herbs and grass-like or rush-like species until the slopes above the scrub-line are reached, their occupation of this unhospitable ground arising from "necessity" and not from "choice". Many examples could be cited to support this statement, for instance the original Danthonia Raoulii var. rubra association of the Southland Plain where forest was absent, but it would carry me for beyond the limits of this paper.

In conclusion I should like to express my great obligation to Mr. D. Macpherson, Conservator of Forests, and Mr. J. F. Field, Forest Ranger, who accompanied me on the excursion to Doubtful Sound and assisted me in many ways.

Kleiner Beitrag zur Kenntnis der endozoischen Verbreitung einiger Hochgebirgspflanzen auf Java.

Von **W. M. Docters van Leeuwen** (Buitenzorg).

Auch in tropischen Gegenden finden sich sehr viele Pflanzenarten mit eßbaren, saftigen Früchten und Samen, und wie zu erwarten war, gibt es hier auch viele Tiere, welche ausschließlich von diesen Früchten und Samen leben oder diese gemischt mit Nahrung tierischen Ursprungs verspeisen. Daß viele dieser Tiere, wie Vögel und Fledermäuse, auch in den Tropen eine wichtige Rolle bei der Verbreitung der Pflanzen spielen, wird zurzeit wohl angenommen, aber Untersuchungen und exakte Experimente sind nur sehr wenig veröffentlicht worden. Auch in Niederländisch-Ostindien bleibt in dieser Richtung noch viel zu untersuchen.

Wohl ist man ziemlich genau darüber orientiert, welche Vögel und Fledermäuse frucht- oder samenfressend sind. Man findet darüber viele interessante Einzelheiten in den Arbeiten von Koningsberger über die Vögel und Säugetiere von Java[1]). Auch hat derselbe Autor in einer Serie kürzerer Arbeiten die Resultate seiner Studien über Mageninhalte von Vögeln publiziert[2]), in der aber nicht nur die fruchtfressenden, sondern auch alle anderen Vögel Aufnahme fanden. Auch in seiner neueren Arbeit „Java zoologisch und biologisch“[3]) sind Angaben über die fruchtfressenden Vögel enthalten. Aber in allen diesen Beiträgen findet man nur hier und da Angaben, von welchen Pflanzen die Früchte durch Vögel verzehrt werden. Eine Ausnahme macht die Angabe über die Verbreitung der Samen von Loranthus spec. div. durch Dicaeum-Arten, welche zur Familie der Nectarinidae gehören; diese Vögel müssen wegen dieser Lebensweise zu den schädlichsten Tieren Javas gerechnet werden.

Dasselbe wurde aber auch schon von Vorderman[4]) mitgeteilt und findet auch Erwähnung in einer populären Arbeit von Valeton[5]). Vorderman fand außerdem Samen von verschiedenen Ficus-Arten, von Antidesma bunias und Lantana camara in den von ihm untersuchten Vogelmagen.

Ferner gibt auch Cordes[6]) an, daß die Lantana-Früchte gerne von mehreren Vogelarten gefressen werden, wodurch diese eingeschleppte Pflanze so schnell über die ganze Insel verbreitet worden ist. Man darf denn auch jetzt die Lantana eine der besten Nahrungspflanzen für zahlreiche Vogelarten nennen.

Weiter hat Koorders[7 u. 8]), welcher so viele Jahre Gelegenheit hatte, die Flora von Java zu untersuchen, mitgeteilt, daß die Samen von Myrica javanica durch Vögel verbreitet werden [s. auch Ernst[9])]; außerdem hat er in einer kleinen Arbeit[10]) über Mageninhalte von Vögeln einige wichtige Daten publiziert, und in dieser Arbeit findet man nicht nur erwähnt, daß die Magen Samen oder Früchte enthielten, sondern es wurde auch der Versuch gemacht, die Pflanzen zu bestimmen. Es ist selbstverständlich, daß man bei solchen Untersuchungen vor eine sehr schwere Aufgabe gestellt wird. Man muß die Samen selbst genau kennen, ehe man daran gehen kann, die oft schwer erkennbaren Samen in den Mageninhalten zu identifizieren. Zurzeit ist in dieser Richtung noch sehr wenig untersucht. Nur eine echte Hochgebirgspflanze wurde in dem von Koorders untersuchten Material gefunden.

Von mir selbst[11]) wurde mitgeteilt, daß die Früchte einer für die Besiedelung der Vulkaninsel Krakatau sehr wichtigen Baumart, nämlich Macaranga Tanarius, die imstande ist, die Grassteppen zu verdrängen, von Calornis chalybea (einer Lamprotonidae) gefressen werden. Aus den Eingeweiden herausgenommene Samen dieser Baumart wurden von mir in Buitenzorg im April 1919 ausgesät und sind jetzt zu stattlichen Bäumen herangewachsen. Und neuerdings konnte ich auf der kleinen Koralleninsel Leiden in der Bucht von Batavia beobachten, wie die kleinen Zosterops masei die Früchte von Tacca leontopetaloides (= Tacca pinnatifida) anhackten und die von einer saftigen Hülle umgebenen Samen herausholten.

In den Beiträgen von Vorderman findet man außerdem mehrere Angaben über Wasservögel, deren Magen Samen von Wasserpflanzen enthielten.

van Welsem[14]) gibt einige Daten über die Verbreitung von Samen von Phytolacca purpurascens durch Vögel (Pycnonotus aurigaster Vieill).

Auch ist die Tatsache wohl allgemein bekannt, daß ein sehr häufiges Raubtier, der „Loewak", Paradoxurus hermaphroditus, ein echter Fruchtfresser ist; findet man doch selbst in populären Reisebeschreibungen erwähnt, daß dieses Tier die besten und reifsten Kaffeefrüchte ausliest

und die Kaffeebohnen von den Eingeborenen eifrig aus seinem Kot gesammelt werden; dieser sogenannte „Loewak"-Kaffee wird von den Feinschmeckern sehr hoch geschätzt. Neuerdings erzählte mir Dr. A. Rutgers, daß er in Kothaufen von Elefanten im Urwalde von Nord-Sumatra gekeimte Mangosamen (Mangifera spec) gesehen hatte. Auch Westenenk[13]) schreibt über die Keimung von Reissamen in Kothaufen von diesen Tieren. Auch viele Fledermäuse gehören zu den häufigsten Fruchtfressern. Man findet unterhalb der Stellen, wo die Tiere ihre Beute verzehren, oft Haufen mit Ficus-Früchten und auch abgenagte Früchte von Calophyllum Inophyllum, Terminalia Catappa, allerlei Palmen und anderen Pflanzen.

Was die Verbreitung von Hochgebirgspflanzen anbelangt, so ist zurzeit nur die der Samen von Myrica javanica nach den schon erwähnten Untersuchungen von Koorders[8]) bekannt, während Junghuhn[12]) angibt, daß in der von ihm aufgestellten vierten Region der javanischen Flora mehrere Fruchttauben und eine Amsel vorkommen, deren Nahrung hauptsächlich aus den Beeren von Vaccinium- und Gaultheria-Arten, Myrica javanica und Eurya japonica besteht.

Seit einigen Jahren bin ich selbst mit einer blütenbiologischen Untersuchung der Hochgebirgspflanzen von Java beschäftigt. Diese Untersuchungen kann ich nur gelegentlich machen, und sie werden noch viele Jahre in Anspruch nehmen; dabei wurde meine Aufmerksamkeit auch auf andere Probleme hingelenkt, und so habe ich auch den Versuch gemacht, die Verbreitung der Samen durch Tiere zu erforschen. Meine Untersuchungen beziehen sich bis jetzt hauptsächlich auf die Pflanzen des Gipfels des Pangerango- und Gedeh-Gebirges in West-Java. Ich habe dabei nur diejenigen Pflanzen in Betracht gezogen, welche auf den höchsten Stellen, also oberhalb 2900 m Höhe, wachsen.

Auf dem Gipfel des Pangerango-Gebirges fand ich folgende phanerogame Pflanzen, welche alphabetisch nach den Familien geordnet sind.

Araliaceae.

Schefflera rugosa Harms.

Balanophoraceae.

Balanophora elongata Bl.

Caprifoliaceae.

Lonicera Loureiri D. C.

Caryophyllaceae.

Cerastium triviale Link.

Compositae.

Anaphalis javanica Sch. Bip.
Artemisia vulgaris L.
Dichrocephala chrysanthemifolia L.
Erigeron linifolius Wlld.
Gnaphalium spec.
Myriactis nepalensis Less.
Sonchus asper All.

Cruciferae.
Brassica oleracea L.
Cardamine africana L.
Cyperaceae.
Carex hypsophylla Miq.
Gahnia javanica Z. et M.
Scirpus fluitans L.
Ericaceae.
Gaultheria leucocarpa Bl.
„ nummularioides Don.
Rhododendron retusum Benn.
Vaccinium laurifolium Miq.
„ varingifolium Miq.
Fagaceae.
Fagus silvatica L.
Gentianaceae.
Crawfurdia trinervis Hassk.
Gentiana quadrifaria Bl.
Sweertia javanica Bl.
Graminae.
Agrostis Reinwardtii van Hall.
Calamagrostis javanica Steud.
Isachne pangerangensis Z. et M.
Poa annua L.
Guttiferae.
Hypericum Hookerianum W. et A.
Halorrhagaceae.
Laurembergia coccinea Kan.
Myrtaceae.
Leptospermum javanicum Bl.
Myrsinaceae.
Rapanea avenis Mez.
Orchidaceae.
Dendrobium cymbioides Lindl.
„ Hasseltii Lindl.
Platanthera Blumei Lindl.
Thelymitra javanica Bl.
Oxalidaceae.
Oxalis corniculata L.
Plantaginaceae.
Plantago Hasskarlii Decne.
Polygonaceae.
Polygonum chinense L.
Primulaceae.
Primula imperialis Jungh.
Ranunculaceae.
Ranunculus javanica Reinw.
Thalictrum javanicum Bl.
Rosaceae.
Fragaria vesca L.
Photinia Notoniana W. et A.
Pirus malus L.
Prunus spec.
Rosa spec.
Rubus fruticosus L.
„ lineatus Rw.
Rubiaceae.
Nertera depressa Banks et Sol.
Scrophulariaceae.
Veronica javanica Bl.
Symplocaceae.
Symplocos sessilifolia Gürke.
Theaceae.
Eurya japonica Thunb.
Umbelliferae.
Pimpinella spec.
Sanicula europaea L.
Valerianaceae.
Valeriana Hardwickii Wall.
Violaceae.
Viola pilosa Bl. (= V. serpens Wall).

Merkwürdigerweise fehlen auf diesem Gipfel einige Pflanzen, welche auf dem Gedeh-Gipfel, der mit dem Pangerango einen Zwillingsvulkan bildet, sehr häufig sind, nämlich Myrica javanica Bl., Albizzia montana

Bth. und Gaultheria fragrantissima Wall., typische Bewohner jungvulkanischen Bodens.

Von den 58 aufgezählten Pflanzen des Pangerango-Gipfels sind fünf im Besitz von Schwebeapparaten an den Früchten, wie Anaphalis javanica, Erigeron linifolius, Gnaphalium spec., Sonchus asper und Valeriana Hardwickii, die sehr wahrscheinlich durch den Wind verbreitet werden. Auch die vier genannten Orchideen-Arten dürften wohl von diesem Medium transportiert werden.

Die folgenden Pflanzen tragen mehr oder weniger saftige Früchte: Schefflera rugosa, Lonicera Loureiri, Gaultheria leucocarpa und nummularioides, Vaccinium laurifolium und varingifolium, Crawfurdia trinervis, Rapanea avenis, Polygonum chinense, Fragaria vesca, Photinia Notoniana, Rubus lineatus (die wahrscheinlich von Teysmann eingeführte europäische Rubus-Art und Pirus, Prunus und Rosa tragen, soweit mir bekannt, nie reife Früchte), Nertera depressa, Symplocos sessilifolia und Eurya japonica. Auf dem Gedeh-Gipfel außerdem noch Gaultheria fragrantissima und Myrica javanica.

Die Früchte und Samen dieser Pflanzen wurden von mir gesammelt und in getrennten Glastuben aufbewahrt, so daß mir stets Vergleichsmaterial zur Verfügung stand.

Aber ohne die Mithilfe des Herrn Bartels, des bekannten Untersuchers der Avifauna von Java, wäre ich doch nicht viel weiter gekommen. Er sammelte mehrere Vögel und übergab mir die Mageninhalte zur Untersuchung, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

Die wenigen fruchtfressenden Vögel, welche noch in dieser Höhe (3000 m) regelmäßig vorkommen, sind: Zosterops fallax Sharpe (syn. Oreozosterops fallax Sharpe), ein kleiner, grüngelber Brillenvogel; Merula fumida S. Müll. (syn. Turdus javanicus fumidus S. Müll.), ein der europäischen Amsel ganz ähnliches Tier; Oreocincla horsfieldi Bp. (syn. Oreocincla aureus horsfieldi Bp.), eine schöne Grundamsel, und Sphenocercus korthalsi Temm., eine hübsche Fruchttaube. Diese Tiere kommen auf dem Gipfel des Pangerango ganz regelmäßig vor und sind auch auf dem Gedeh-Gipfel zu finden. Das Material, das Herr Bartels für mich sammelte, stammt zum größten Teil vom Pangerango, zum kleineren Teil vom Gedeh-Gebirge.

Fruchtfressende Fledermäuse habe ich oben niemals beobachtet, aber sehr häufig lebt dort eine kleine Ratte oder Maus, Epimys lepturus Jent. Dieses Tier bleibt tagsüber in seinen in den Moospolstern gegrabenen Höhlen versteckt und kommt erst bei Sonnenuntergang zum

Vorschein; es ist nicht scheu und sehr leicht zu fangen. Mehrmals habe ich die Tiere in der Gefangenschaft monatelang lebend gehabt und sie bei Fütterung mit Früchten leicht am Leben erhalten. Sie nehmen die Früchte von verschiedenen Hochgebirgspflanzen, speziell Vaccinium- und Gaultheria-Früchte, recht gerne an, und es ist ein eigenartiger Anblick, wenn man die dicken, wollig behaarten Tiere behende an den dünnen Ästen herumklettern sieht. Auch diese Tiere spielen zweifellos eine wichtige Rolle bei der Verschleppung von Samen der genannten Hochgebirgspflanzen.

Ich lasse nun die Resultate meiner Untersuchungen über die Magen- und Eingeweide-Inhalte der von Herrn Bartels geschossenen Vögel folgen:

1. Zosterops fallax, ♀, Pangerango-Gipfel, 3020 m Höhe, 21. Sept. 1920, Eingeweide-Inhalt: ausschließlich Samen von Vaccinium-Arten.
2. idem, ♂, Mageninhalt: wie oben.
3. idem, ♀, Mageninhalt: wie oben.
4. idem, ♂, Eingeweide: wie oben, und ein Hinterbein eines Insekts.
5. Merula fumida, ♀, Pangerango-Gipfel, 21. Sept. 1920. Eingeweide: ausschließlich Vaccinium-Samen.
6. idem, ♀, Mageninhalt: wie oben, außerdem noch unverdaute Früchte von Vaccinium varingifolium und ein großes unbestimmbares Insekt.
7. idem, ♂, 23. Sept. 1920. Mageninhalt: Reste von Früchten von Vaccinium varingifolium, auch Samen und Fruchtstiele.
8. idem, ♂, Eingeweide: ausschließlich Vaccinium-Samen.
9. Oreocincla horsfieldi, ♂, Gedeh-Gipfel, ungefähr 2700 m Höhe, 21. Sept. 1920. Ein großer schwarzer Samen, wahrscheinlich von Myrica javanica.
10. Sphenocercus korthalsi, ♂, Gedeh-Krater, 22. Sept. 1920. Eingeweide: Samen von Gaultheria-Arten.
11. idem, ♂, Gedeh-Krater. Mageninhalt: Samen von Myrica javanica.
12. idem, ♂, Pangerango-Gipfel, 21. Sept. 1920. Eingeweide: allerlei Steinzellen und andere Gewebsteile von Pflanzen, keine Samen.
13. idem, ♂, Mageninhalt: viele halbverdaute Pflanzenteile, Samen und Früchte von Eurya japonica.
14. idem, ♂, Mageninhalt: große, flache Samen einer mir unbekannten Pflanze und viele Früchte von Eurya japonica.

Die Samen der verschiedenen Gaultheria-Arten und die der beiden Vaccinium-Arten sind nicht nach Spezies zu unterscheiden.

Außerdem habe ich selbst noch einige Wahrnehmungen mit dem Fernglas machen können. Speziell in den frühen Morgenstunden habe ich kleine Gesellschaften von Zosterops fallax in den Gaultheria- und Vaccinium-Sträuchern herumsuchen gesehen und beobachtet, wie die Tierchen, oft umgekehrt an den Zweigen herabhängend, die Früchte abrissen. Auch Merula fumida sah ich in den Vaccinium-Bäumen fressen und außerdem noch in Sträuchern von Rapanea avenis. In der Nähe meiner Hütte strömt ein kleines Bächlein vorüber und hier baden die Merula jeden Abend bei Sonnenuntergang. An dieser Stelle fand ich regelmäßig Kothaufen dieser Amsel und darin einmal keimende Samen von Rapanea avenis.

Von diesen Pflanzen (Gaultheria-Arten, Vaccinium-Arten, Myrica javanica, Eurya japonica und Rapanea avenis) ist also sicher, daß sie durch die genannten Vögel endozoisch verbreitet werden.

Von Myrica javanica war dies schon bekannt. Koorders[8]) schreibt darüber in seiner kleinen Studie über Myrica javanica, daß er die Samen dieser Pflanze im Mageninhalt zweier Vögel, Ixos haemorrhous und einer großen grünen Taube (vermutlich Vinago capelli), fand, welche auf den Abhängen des Sindoro-Vulkans geschossen worden waren. Im Magen einer dieser Tauben befanden sich nicht weniger als 231 Samen dieser Pflanze. Herr Bartels teilte mir mit, daß diese Fruchttaube zweifellos Sphenocercus korthalsi ist, welche auch auf dem Gedeh-Gipfel die Samen dieser Pflanze verbreitet.

Diese Untersuchungen bedürfen noch weiterer Vervollständigung, aber ich zögere nicht, diesen kleinen Beitrag zu veröffentlichen, weil es mir dadurch ermöglicht ist, an der Ehrung des großen Forschers, dem dieser Festband gewidmet ist, teilzunehmen. In diesem Sinne sei dieser Beitrag dem Manne zugeeignet, welcher im botanischen Garten zu Buitenzorg so viele glänzende Untersuchungen durchgeführt hat, und dessen Herz ihn noch immer nach dieser Stätte zurückzieht.

Literatur.

1) J. C. Koningsberger, De vogels van Java en hunne economische beteekenis. Vol. I: Mededeelingen uit's Lands Plantentuin. 1901, No. 50. Vol. II: Mededeelingen uitgaande van het Departement van Landbouw. 1909, No. 7. De Zoogdieren van Java. Mededeelingen uit's Lands Plantentuin. 1902, No. 54.

2) J. C. Koningsberger, Aanteekeningen over de Maaginhouden van Vogels. I. Teysmannia 1908, Vol. 19, p. 83—94; II. idem 1908, Vol. 19, p. 720—727; III. idem 1910, Vol. 21, p. 528—538.

3) J. C. Koningsberger, Java. Zoologisch en Biologisch. Buitenzorg 1911—1915.

4) A. G. Vorderman, Bataviasche Vogels. Natuurkundig Tijdschrift voor Nederlandsch Indië 1882, Vol. 41, p. 182—211; 1883, Vol. 42, p. 32—58, p. 192—239; 1884, Vol. 43, p. 89—122, p. 176—195; 1885, Vol. 44, p. 208—252.

5) Th. Valeton, De Verspreiding van vruchten door dieren. Teysmannia 1893, Vol. 4, p. 205—222.

6) J. W. H. Cordes, De Djatibosschen op Java, hunne natuur, verspreiding, geschiedenis en exploitatie. Batavia. Ogilvie 1881, p. 81.

7) S. H. Koorders, Spontane en kunstmatige reboisatie op den Sindoro. Tijdschrift voor Nijverheid en Landbouw van Nederl. Indië 1895, Vol. 51, p. 241—287.

8) S. H. Koorders, Bijdrage no. 1 tot de kennis der flora van Java. § 1. Over de standplaatsvoorwaarden, verspreidingsmiddelen en geographische Verspreiding van de in Java, vooral in het hooggebergte wildgroeiende soorten der Myricaceae. Verslag der Gewone Vergadering der Wis- en Natuurk. Afdeeling der Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam 1908, Vol. 16, p. 645—653. (Proceedings 24 April 1908, p. 674—680.)

9) A. Ernst, Die Besiedelung vulkanischen Bodens auf Java und Sumatra. In: G. Karsten und H. Schenck, Vegetationsbilder, VII. Reihe, Heft 1—2, Text von Tafel 9 und 10.

10) S. H. Koorders, Kleine bijdrage tot de kennis der endozoische zadenverspreiding door vogels op Java, op grond van een door den Heer Bartels op den Pangerango bij Batavia bijeengebrachte collectie. I. (Bijdrage tot de kennis der flora van Java V). Verslag van de gewone vergadering der Wis- en Natuurkundige Afd. der Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam 1909, Vol. 17, p. 40—49. (Proceedings 26 June 1909, p. 108—116.)

11) W. Docters van Leeuwen, The vegetation of the island of Sebesy, situated in the Sunda-strait near the islands of the Krakatau-group in the year 1921. Ann. d. Jard. bot. de Buitenzorg 1922, Vol 32, p. 160—161.

12) Fr. Junghuhn, Java, zijne gedaante, zijn plantentooi en inwendige bouw. Vol. I, Tweede Druk, p. 608. (Deutsche Ausgabe, Teil I, S. 441.)

13) L. C. Westenenk, Waar blyven de gezaamten der wilde dieren, die geen geweldadigen dood sterven? De Tropische Natuur 1920, Vol. 9, p. 57.

14) H. W. A. van Welsem, Een en ander over de Verspreiding van vruchten en zaden. De Tropische Natuur 1920, Vol. 9, p. 61.

Untersuchungen über die Physiologie der javanischen Solfataren-Pflanzen.

Von **Friedrich Carl von Faber** (Buitenzorg).

Die Solfatarenflora Javas gehört zu einer der interessantesten Pflanzenassoziationen dieser Insel und hat daher auch das Interesse verschiedener Forscher auf sich gelenkt. Doch wissen wir über die Physiologie dieser Assoziation so gut wie nichts. Sieht man zunächst ganz ab von den Bodenverhältnissen in den Solfataren, so ist schon der Umstand sehr merkwürdig, daß hier eine stattliche Zahl von Pflanzen aus den verschiedensten Familien, im prächtigsten Grün prangend, reich blühend und fruchtend, in einer Atmosphäre leben, die häufig von den verschiedensten Gasen, worunter die für Pflanzen so überaus giftige schwefelige Säure, geschwängert ist.

Wenn man die farbenreichen Schilderungen Junghuhns [1]) und Zollingers [2]) über diese, in allernächster Nähe der eruptiven Tätigkeit der Vulkane wachsenden Pflanzen liest, begreift man, daß besonders die edaphischen Faktoren, denen sie unterworfen sind, ganz eigenartige sein müssen. In den Beschreibungen dieser beiden Forscher liest man gewissermaßen zwischen den Zeilen, daß sie von der Eigenartigkeit der Ökologie dieser Pflanzen durchdrungen sind und diese, wenn auch schüchtern, zu erklären versuchen. Bei dem damaligen Stand der pflanzenphysiologischen Forschung, speziell der Ernährungsphysiologie, war aber ein tieferer Einblick in das Leben der Solfatarenpflanzen gar nicht möglich. Erst der geistvolle Schimper [3]) trat mit neueren Anschauungen an diese Frage heran. Befangen von seiner Halophytenhypothese, die er anläßlich seiner Untersuchungen auf Java zuerst für die Indo-Malayische Strandflora, besonders für die Mangroven aufgestellt hat, meinte er, diese Hypothese auch für die Solfatarenpflanzen anwenden

1) Junghuhn, Java usw.; ins Deutsche übertragen von Haßkarl, I. Abt., 2. Ausgabe, S. 453 ff., Leipzig 1857.

2) Zollinger, Een togt naar den Salakh. Natuur- en Geneeskundig Archief, S. 245 ff., Batavia 1844.

3) A. F. W. Schimper, Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, besonders in der Flora Javas. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1890, S. 1057 ff. Ders., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, S. 17, 103 u. 414. Jena 1898.

zu können. Ausgehend von der Annahme, daß das Substrat dieser Pflanzen reich an leicht löslichen Salzen sei, namentlich an Alaun und anderen Sulfaten, werde die Wasseraufnahme erschwert und eine schädliche Anhäufung von Salzen leicht bewirkt. Er sagt u. a.: „Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß hier wie in der Mangrove die chemische Beschaffenheit des Substrats Schutzmittel gegen Transpiration zur Lebensbedingung macht" und „Das Vorhandensein großer Mengen Alaun im warmen sumpfigen Boden der Solfataren auf Java und in Japan bedingt das Auftreten, mitten in Hygrophytengebieten, von xerophilen Pflanzen", und weiter „Die Faktoren, welche xerophile Struktur zur Lebensbedingung der Gewächse machen, sind offenbar dieselben wie beim Kochsalz: Erschwerte Wasseraufnahme und Schädlichkeit der Salze in den assimilierenden Zellen"[1]).

Schimper[2]) geht noch weiter und versucht die Wechselbeziehungen der „Xerophyten" verschiedener Standorte mittels seiner Hypothese von der „physiologischen Trockenheit" zu erklären. So finden wir nach ihm auf Java dieselben Pflanzen nicht allein in den Solfataren, sondern auch auf den Gipfeln der Vulkane („alpine Höhen" Schimpers), auf trockenem Lavageröll und auf Baumrinden als Epiphyten. Dies seien alles Standorte, die durch „physiologische Trockenheit" ausgezeichnet sind, wo nur Pflanzen mit Schutzmittel gegen Transpiration wohnen können.

Man sieht hieraus, daß Schimper die Ökologie der Solfatarenpflanzen und ihre Verbreitung nur von der wasserökonomischen Seite aus zu begreifen versucht hat, aber die ernährungsphysiologische Frage gänzlich vernachlässigte, während Zollinger und Junghuhn schon diese Frage flüchtig aufwarfen.

Die Halophytenhypothese Schimpers und die damit zusammenhängende Xeromorphie der Vertreter der Assoziation haben verschiedene Forscher als feststehende Tatsache angenommen, so u. a. Ernst[3]) und Massart[4]). Nur Holtermann[5]) hat offen Stellung dagegen genommen.

---

1) Vgl. Über Schutzmittel des Laubes usw., S. 1058, und Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, S. 103, Jena 1908.

2) Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, S. 15 ff., Jena 1908.

3) A. Ernst, Die Besiedelung vulkanischen Bodens auf Java und Sumatra. Vegetationsbilder von Karsten u. Schenck, 1910, 7. Reihe, Heft 1 u. 2, Taf. 6—8.

4) J. Massart, Un botaniste en Malaisie. Bull. d. l. Soc. roy. d. Bot. de Belgique 1895, t. XXXIV, p. 279. — Vgl. auch Neger, Biologie der Pflanzen. S. 360, Stuttgart 1919. Auch E. Haeckel spricht in seinem Buche „Aus Insulinde, Malayische Reisebriefe", S. 145, Bonn 1901 von „trockenliebenden oder xerophilen Pflanzen".

5) C. Holtermann, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. S. 75, Leipzig 1907.

Er findet es theoretisch ganz plausibel, daß Schimper diese Vulkanpflanzen als Xerophyten betrachtet, sagt aber weiter: „Wir halten uns aber an die Beobachtung und müssen gestehen, daß es durchaus nicht verständlich ist, von einer Flora mit so ausgeprägt xerophilem Charakter zu sprechen".

Man sieht hieraus, wie wenig Sicheres über die Physiologie der Solfatarenpflanzen bisher bekannt geworden ist.

Der Zweck dieser Zeilen ist nun, Näheres darüber mitzuteilen. Zwar sind die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen. Ich hielt es aber für wünschenswert, die bisher erreichten Resultate meiner Untersuchungen zu veröffentlichen, um so mehr als es hier galt, einen Beitrag zu liefern zu einer Festschrift für den genialen Meister experimentell biologischer Forschung, der als einer der ersten Besucher von Buitenzorg so erfolgreich auf dem Gebiete der Biologie der Tropenpflanzen gearbeitet hat und dem wir auf diesem Gebiete so viel Anregung verdanken.

Es finden sich auf Java eine ganze Anzahl von Solfataren, die besonders im westlichen Teil der Insel gelegen sind. Wir treffen die schönsten in der Nähe des Städtchens Garoet [1]) (Papandajan, Kawah-Manoek, Kawah-Kamodjang, Telaga-Bodas), bei Bandoeng (Kawah-Tjiwedi) und am Salak-Vulkan bei Buitenzorg. Die Höhe, worauf sie gelegen sind, schwankt etwa zwischen 2500 und 1200 m Meereshöhe. Die meisten finden wir nicht am Gipfel der Kegel, sondern an den Flanken. In diesen Solfataren wächst eine Gruppe eigenartiger Pflanzen, welche die Assoziation bilden. Sie unterscheidet sich von der gewöhnlichen, umgebenden Flora (Regenwald) stark. Über ihre Zusammensetzung ist schon häufig berichtet worden, zuerst von Zollinger und Junghuhn. Es sind in erster Linie die Ericaceen, die man auch sonst überall in den Kratern der javanischen Vulkane findet, nämlich Vaccinium varingifolium, Rhododendron javanicum, Rh. malayanum (Salak-Vulkan), Rh. retusum und Gaultheria leucocarpa. Zu ihnen gesellen sich fast stets Myrica javanica und Albizzia montana. Diese Pflanzen bilden den eigentlichen Kern der Assoziation und wachsen auch an den heißesten Stellen, wo in allernächster Nähe der Schlammkessel die graublaue oder rötlichgelbe breiige Masse noch kocht und brodelt. Außer diesen wesentlichen Bestandteilen der Assoziation findet man in den meisten Solfataren noch verschiedene andere Pflanzen, die sich von denen des umgebenden Waldes durch

1) Ich folge hier der holländischen Schreibweise; oe wird wie u ausgesprochen.

ihren strauchartigen Wuchs wesentlich unterscheiden. Es sind Ficus diversifolia, Elaeocarpus angustifolius und E. punctatus, Melastoma setigerum, Symplocos spicata und S. sessilifolia, Rapanea avenis. Zwischen diesen Phanerogamen wachsen überall üppig, auch an den meist exponierten Stellen, verschiedene Kryptogamen, namentlich Polypodium Feei (syn. P. vulcanicum), Pteris-, Lomaria- und Gleichenia-Arten, sowie Lycopodium vulcanicum, ein Sphagnum-artiges Moos (z. B. im Kawah-Tjiwedi) und einige Cyanophyceen. Hier und da, aber seltener, sehen wir Vertreter der Gattung Litsea und Eurya sowie Nepenthes melamphora; diese sind meist zugewanderte Arten.

Stellen wir nun die Frage, ob die Vertreter der Assoziation einen einheitlichen Charakter haben, so muß der kritische Beobachter gleich bemerken, daß dem nicht so ist. Sie besteht aus zwei Komponenten: aus Pflanzen mit derben, lederigen, häufig kleinen Blättern, die nicht selten schräg nach oben gerichtet sind, und solchen mit gewöhnlich dünnen, mehr oder weniger großen Blättern, wie sie die meisten Mesophytensträucher und Bäume im benachbarten Regenwald besitzen.

Erstere sind die vorhin genannten Ericaceen, ihr ganzer Habitus erinnert etwas an den der Hartlaubgewächse der Mittelmeerländer, womit Schimper sie auch schon ganz richtig verglichen hat.

Das Vorkommen von mehr oder weniger xeromorphen Pflanzen neben solchen mit einem deutlichen Mesophytencharakter spricht nicht für die Hypothese, daß der Standort der Solfatarenpflanzen „physiologisch trocken“ ist.

Noch deutlicher geht das aus der anatomischen Untersuchung hervor. Diese hat gezeigt, daß die Blätter der Solfataren-Ericaceen nicht streng xeromorph sind, wie z. B. die der echten „Xerophyten“ der Wüste, sondern daß sie ebenso wie die Blätter der Hartlaubgewächse ein Kompromiß von xero-, meso- und sogar hygromorphen Merkmalen aufweisen. Die Cuticula und die Epidermisaußenwand der Blätter sind mehr oder weniger dick, und die Epidermis ist häufig zweischichtig (Vaccinium, Rhododendron, Gaultheria). Die Epidermisaußenseite ist nicht selten verschleimt; ob dies aber ein xeromorphes Merkmal ist, steht noch dahin. Ein schwach ausgebildetes Hypoderm ist bei Ficus diversifolia anzutreffen. Gegen eine entschiedene Xeromorphie der Blätter spricht das lakunöse Schwammparenchym, die sehr zahlreich vorhandenen Spaltöffnungen, die meist nur sehr wenig eingesenkt und gut beweglich sind, sowie das Vorhandensein von Drüsenhaaren, welche Wasser ausscheiden können

(Vaccinium, Rhododendron und Gaultheria). Von einer strengen Xeromorphie ist also bei den Ericaceen keine Rede. Dieser Kompromiß im anatomischen Bau der Blätter entspricht nicht den klimatischen Bedingungen in der Nähe der Solfataren. Die Bestimmung der Luftfeuchtigkeit mittels Aspirationsthermometer ergab keine starken Schwankungen im Sättigungsdefizit der Luft. Im Gegenteil, die Pflanzen der Solfataren wachsen im großen und ganzen in einer infolge der Wasserdampfbildung aus den kochenden Schlammkesseln feuchten Atmosphäre. Der Kompromiß im anatomischen Bau der Blätter der Ericaceen läßt sich vielmehr damit erklären, daß die Pflanzen ursprünglich alpine Gewächse sind, also auf den Gipfeln der Vulkane wachsen, wo das Klima, wie die Beobachtungen von Junghuhn und die späteren exakten Wahrnehmungen von Braak[1]) dargetan haben, durch plötzliche starke Schwankungen im Sättigungsdefizit der Luft ausgezeichnet ist.

Die anatomische Untersuchung der anderen, nicht zu den Ericaceen gehörigen Pflanzen läßt absolut keinen Zweifel zu, daß wir es hier mit Mesophyten, in einigen Fällen sogar mit Hygrophytensträuchern zu tun haben. Rapanea avenis (Syn. Myrsine avenis) und Ficus diversifolia sind durch ihren Besitz von Hydathoden sogar eher zu den Hygrophyten zu rechnen.

Die anatomische Untersuchung der Solfatarenpflanzen kommt also zu Ergebnissen, die nicht für die Schimpersche Hypothese von der strengen Xeromorphie und von der „physiologischen Trockenheit" des Standorts sprechen. Völlig ablehnend müssen wir uns ihr gegenüber verhalten, wenn noch die Resultate der physiologischen Untersuchungen berücksichtigt werden.

Diese bestanden in zahlreichen Transpirationsversuchen. Sie zeigten in Übereinstimmung mit den anatomischen Befunden alle Übergänge von einer relativ geringen Transpiration bei den mehr oder weniger xeromorphen Ericaceen bis zu einer starken Transpiration der Mesophyten (Melastoma setigerum, Elaeocarpus angustifolius, Symplocos sessilifolia, Rapanea avenis, Albizzia montana), wenn die Transpiration auf die Flächeneinheit bezogen wurde.

---

1) Über das Klima der Vulkangipfel Javas hat schon Junghuhn sehr wertvolle Beiträge gegeben, und kürzlich ist von der Hand von Braak, in einer Serie Abhandlungen über das Klima von Niederl.-Indien, das Klima der Vulkangipfel beschrieben worden. Vgl. hierzu Braak, C., Het klimaat van Nederl. Indië. Verhandeling No. 8 van het Koninkl. Magn. en Meteorol. Observatorium te Batavia, Deel I, Afdeeling 3. Vgl. auch von demselben Autor: Het bergklimaat van Java. Natuurk. Tijdschr. v. Ned. Indië, Deel LXXXIX, S. 671f.

	I.	II.	III.
A. Vaccinium varingifolium . . .	1,0	3,2	1,0
Rhododendron retusum . . .	1,2	4,6	1,0
„ malayanum . .	1,1	3,4	0,9
Gaultheria leucocarpa	1,4	3,6	0,9
Ficus diversifolia	1,0	4,2	0,6
Melastoma setigerum	2,8	6,8	0,4
Elaeocarpus angustifolius . .	3,4	9,4	0,5
Symplocos sessilifolia	3,8	12,6	0,6
Albizzia montana	4,2	13.4	0,7
Rapanea avenis	4,8	16.2	0,5
B. Quercus induta	2,4	13,2	0,6
Cedrela serrata	4,4	16,4	0,8
Mangifera indica	3,6	12,3	0,5
Albizzia moluccana	3,8	13,6	0,6

Obenstehende Tabelle gibt die Transpiration der Solfatarenpflanzen (Gruppe A), verglichen mit denen anderer Standorte[1]) (Gruppe B).

In dieser Tabelle gibt Spalte I die Transpiration auf die Flächeneinheit der Solfatarenpflanzen und die vier anderer Pflanzen von gewöhnlichem Standort, bezogen auf Vaccinium varingifolium als Einheit. Spalte II zeigt die hundertfache relative Transpiration[2]). Spalte III gibt die Transpiration auf 1 g Wurzelfrischgewicht, auf Vaccinium varingifolium als Einheit bezogen. Die Zahlen der ersten Spalte lehren zunächst, daß, auf die Flächeneinheit bezogen, die Ericaceen und Ficus diversifolia am geringsten transpirieren, daß aber die anderen Mesophyten der Solfataren keinen Unterschied aufweisen gegenüber Pflanzen anderer Standorte. Die Reihenfolge ist nach der Größe der Transpiration angeordnet. Wir sehen also, daß, wenn die Transpiration auf die Flächeneinheit bezogen wird, Rapanea avenis die am stärksten transpirierende Solfatarenpflanze ist. Die Reihe der relativen Transpiration stimmt mit der der ersten Spalte überein. Die eigentliche Wasserökologie geht aus den Zahlen der dritten Spalte hervor, wo die Transpiration auf das Wurzelfrischgewicht, auf Vaccinium als Einheit, bezogen wurde. In dieser Spalte sehen wir die auffallende Tatsache, daß die Ericaceen und besonders

1) Die Transpirationsversuche mit bewurzelten Pflanzen wurden alle in Buitenzorg ausgeführt, da solchen Versuchen am natürlichen Standort zu große Hindernisse entgegenstanden. Die Vergleichspflanzen stammten aus dem Botanischen Garten zu Buitenzorg. Die Versuche wurden in der Trockenzeit des Jahres 1917 ausgeführt. Die Zahl der Versuchspflanzen betrug für jede Art zwei Stück. Die Solfatarenpflanzen wurden in Töpfen mit Solfatarenerde gezüchtet. Die Vergleichspflanzen waren ebenfalls Topfexemplare.

2) Rel. Transpiration $= \frac{\text{Transpiration pro qdm}}{\text{Evaporation pro qdm}}$.

Vaccinium varingifolium und Rhododendron retusum die meist transpirierenden von allen sind und eine viel größere Wasserökologie besitzen wie die anderen Solfatarenpflanzen. Diese auffallende Tatsache wurde bereits von Stocker[1]) für die xeromorphen Heide- und Moorericaceen in Europa gefunden. Die starke Wasserökologie der Solfatarenericaceen ist dem Umstand zuzuschreiben, daß sie im allgemeinen ein schwach entwickeltes Wurzelwerk besitzen und die Aufteilung der Blattfläche in viele kleine Einzelblättchen eine Vergrößerung ihrer Gesamtoberfläche für die Pflanze bedeutet.

Ich komme durch die Transpirationsversuche zu dem Schlusse, daß die Solfatarenpflanzen nicht geringer transpirieren als Pflanzen anderer Standorte, und daß vor allem die beiden Ericaceen, Vaccinium varingifolum und Rhododendron retusum, wenn die Transpiration auf das Wurzelfrischgewicht bezogen wird, sogar eine lebhaftere Wasserökologie besitzen.

Die bisherigen Ergebnisse der anatomischen und physiologischen Untersuchungen an Vertretern der Solfatarenassoziation führen zu dem Schlusse, daß die Schimpersche Hypothese von der entschiedenen Xeromorphie der Solfatarenpflanzen und von der „physiologischen Trockenheit" des Standorts nicht haltbar ist.

Während die Wasserökologie dieser Pflanzen nichts Besonderes gegenüber der anderer Gewächse von normalem Standort bietet, zeigt dagegen die Ernährungsphysiologie manch Interessantes.

Wie eingangs schon erwähnt, haben Zollinger und Junghuhn die Frage der Ernährungsphysiologie flüchtig angeschnitten, indem sie auf die eigenartige Zusammensetzung des Substrats der Solfatarenpflanzen hinwiesen. Sagt doch Junghuhn[2]): „Trifft man diese Beweise von lebendigem Pflanzenwuchse noch an in dem Wasser der Kraterpfützen, das so heiß ist, daß man sich augenblicklich die Hände darin verbrennt, und das so viel Alaun, zuweilen auch freie Schwefelsäure enthält, so sauer schmeckt, daß es die Zähne stumpft —, sieht man

1) Ich folgte hier der von Stocker (vgl. Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. Zeitschr. f. Bot., 15. Jahrg. 1923, S. 27) angewandten Methode. Stocker bestimmte zuerst den Quotienten $\frac{\text{g tägliche Transpiration}}{\text{g Wurzelfrischgewicht}}$. Für die Methodik verweise ich auf seine obengenannte Arbeit.

2) Vgl. „Java usw.", I. Abt., 2. Ausgabe, S. 456, Leipzig 1857.

diesen Boden ringsherum mit den herrlichsten Gebüschen begrünt, so sollte man fast glauben, daß jene Kraterbäume, die in den umliegenden Wäldern nicht wachsen, den Alaun- und Schwefelboden und die schwefeligen Dämpfe liebten .....", und weiter: „Hat wahrscheinlich auch die Beschaffenheit des Bodens selbst einen großen Einfluß auf ihr Wachstum, das durch die schlammigen Produkte, welche aus der Zersetzung der Lavafelsen durch vulkanische Dämpfe hervorgehen, vielleicht befördert wird".

Es ist bemerkenswert, wie hier von Junghuhn schon andeutungsweise der chemische Einfluß des Bodens auf das Vorkommen der Assoziation hervorgehoben wird. Wir werden später noch sehen, wie er an einer anderen Stelle seines Werkes diesen Einfluß zu leugnen versucht hat und die Trockenheit des Bodens als die Hauptursache ansieht.

Bevor wir auf die chemische Zusammensetzung des Substrats eingehen, sei hier einiges über seine Temperatur und den Einfluß dieser Temperatur auf die Pflanzen mitgeteilt.

Die Beschreibungen von Zollinger und Junghuhn deuten darauf hin, daß die Solfatarenpflanzen sehr hohe Temperaturen des Bodens ertragen können. Beide Forscher drücken ihre Verwunderung darüber aus, wie es möglich ist, daß lebende Wesen in der Nähe der kochenden Schlammkessel gedeihen können. Über Messungen der Bodentemperatur in der Nähe des Wurzelsystems finden wir keine Angaben, weshalb ich solche Messungen angestellt habe.

Die höchsten Temperaturen haben die Vaccinien (abgesehen von den Algen, die direkt im heißen Wasser leben) zu ertragen, da diese Pflanzen meist in allernächster Nähe des kochenden Schlammes wachsen. Am Kawah-Manoek in der Nähe von Garoet wurden in einer Tiefe von 30 cm Temperaturen von 48—75° C gemessen, und in den Kawah-Kamodjang-Solfataren sah ich Vaccinien üppig gedeihen in einem Boden, der in einer Tiefe von 60 cm eine Temperatur von 72° C zeigte. Im allgemeinen nimmt die Temperatur mit der Tiefe zu, und es ist ganz auffallend, wie die Pflanzen sich durch flache Bewurzelung dem schädlichen Einfluß supramaximaler Temperaturen zu entziehen suchen. Immerhin ist eine Temperatur von etwa 75° C in der Nähe der Wurzeln schon so hoch, daß es verwunderlich ist, wie die Pflanze in dieser Umgebung noch leben kann.

Die anatomische Untersuchung des Wurzelapparates zeigt, daß bestimmte Einrichtungen vorhanden sind, um das lebende Gewebe der Wurzel gegen eine zu hohe Temperatur zu schützen. Die Wurzeln sind nämlich mit einem dicken Korkmantel versehen. Dieses Kork-

gewebe ist meist sehr lufthaltig und funktioniert infolge der schlechten Wärmeleitung als ein Isolator[1]). Die Untersuchung verschiedener Solfatarenpflanzen auf das Vorhandensein solcher Wärmeisolatoren (Ficus diversifolia, Elaeocarpus angustifolius, Rapanea avenis, Melastoma setigerum, Symplocos spicata, Rhododendron retusum) zeigte stets wieder, daß diese gefunden werden, sobald die Pflanzen hohen Temperaturen im Boden ausgesetzt sind. Ob dieser Korkmantel der Wurzeln auch eine Bedeutung hat als Schutz gegen den außerordentlich hohen Säuregehalt des Bodens, müssen weitere Untersuchungen noch zeigen.

Um der Frage der Ernährung der Solfatarenpflanzen nähertreten zu können, müssen wir zunächst über die Zusammensetzung des Substrats unterrichtet sein. Darüber sind bisher nur Vermutungen geäußert worden. Schimper nimmt, Junghuhn folgend, wie wir gesehen haben, an, daß das Substrat einen hohen Gehalt an Alaun und anderen Sulfaten besitzt. Holtermann[2]) drückt sich in dieser Beziehung sehr unsicher aus. Ohne Beweise zu erbringen, behauptet er, daß der Solfatarenboden einen so geringen Zusatz von Salzen hat, daß dies unmöglich einen Einfluß auf die Struktur der Vegetation haben könne. Trotzdem sagt er etwas weiter unten, daß genauere Untersuchungen über die Frage, bei welchem Prozentsatz die Schutzmittel gegen Transpiration ausgebildet werden, fehlen. Ohne weiter Belege zu erbringen, sagt Holtermann zum Schlusse: „Nach meinen Befunden auf Java, ist jedenfalls die chemische Zusammensetzung der Fumarolen nicht derart, daß Anpassungen gegen Verdunstung hervorgerufen werden können."

Unter Solfataren versteht man nach v. Wolff[3]) Exhalationen eines erloschenen Vulkans, welche neben Wasserdampf in erster Linie Schwefelverbindungen enthalten. In einem Land wie Java, besonders West-Java, mit einem ungeheuren Regenfall enthalten die Solfataren sehr viel Wasser[4]). Die durch die stark sauren Gase zersetzten Gesteine werden zu einer weichen und durch das spätere Hinzutreten von

---

1) Das Vorkommen einer Korkhülle bei Wurzeln, die hohe Temperaturen auszuhalten haben, ist auch bei verschiedenen Pflanzen der Wüsten und anderer heißtrockenen Gegenden festgestellt worden. Vgl. dazu L. Diels, Über Wurzelkork bei Pflanzen stark erwärmter Böden. Flora 1918, Bd. 11—12, S. 490 ff. Dort auch die Literatur darüber.

2) Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. S. 79, Leipzig 1907.

3) F. v. Wolff, Der Vulkanismus, Bd. I, 2. Hälfte, S. 505, Stuttgart 1914.

4) A. Brun, Recherches sur l'exhalation volcanique. Genf 1911.

Wasser zu einer breiigen, schlammigen Masse. So gehen aus harten Andesitgesteinen solche weiche Massen hervor, und es entstehen die sogenannten nassen Solfataren, die häufig auch wohl als „Schlammvulkane" bezeichnet werden.

Die Schwefelsäure und die schwefelige Säure greifen bei hoher Temperatur die Silikate kräftig an. Wenn die Gase auf Tongesteine treffen, bilden sich Tonerdesulfate, wie das Alunogen, Alunit und auf Java häufig das Alaun (K_2SO_4. $Al_2(SO_4)_3$. 24 H_2O).

Das Aluminiumsulfat ist neben der Kieselsäure und dem Eisensulfat ein Hauptbestandteil der Solfatarenböden, ebenso wie diese Verbindungen auch in großen Quantitäten in Vulkanasche von Java festgestellt wurden[1]).

Die Analyse[2]) des Solfatarenbodens vom Kawah-Manoek bei Garoet gab folgende Resultate:

In Prozenten der lufttrockenen Substanz.

H_2O	16,24 %
SiO_2	26,16 %
Fe_2O_3	24,08 %
Al_2O_3	32,41 %
K_2O	0,02 %
P_2O_5	0,021 %

Auffallend ist sofort der hohe Gehalt an Al_2O_3, Fe_2O_3 und SiO_2.

Die Analyse eines Bodens von der Salak-Solfatare zeigt folgendes:

1) Ich verdanke Herrn White, Leiter des geologischen Laboratoriums der Allgemeinen Versuchsstation für Landwirtschaft in Buitenzorg, einige Angaben hierüber. So wurden in einer Aschenprobe des Kloetvulkans 18,56 % und in einer solchen des Merapi 19,96 % (in Proz. d. lufttr. Subst.) Al_2O_3 sowie 59,87 % resp. 57,72 % SiO_2 gefunden. Das Mineral einer alten Solfatare des Idjenvulkans enthielt nach einer Analyse von Woudstra 55,74 % $Al_2(SO_4)_3$. (Vgl. Het Idjen-Hoogland. Monographie II d. Kgl. Naturkundigen Vereinigung in Batavia [Jahreszahl fehlt!], S. 151.)

2) Die Analyse des Bodens und von Symplocos spicata vom Kawah-Manoek-Solfatare verdanke ich Herrn Dr. Gorter, dem leider zu früh verstorbenen, tüchtigen Leiter der chemischen Abteilung des Botanischen Gartens zu Buitenzorg, der sie im Jahre 1917 ausführte.

Die Analyse des Bodens von der Salak-Solfatare sowie auch die Analysen der dort wachsenden Pflanzen verdanke ich Herrn Weber, stellvertretendem Leiter, und Herrn Dr. Wirth, Assistent des chemischen Laboratoriums der Allgemeinen Versuchsstation für Landwirtschaft zu Buitenzorg. Allen diesen Herren möchte ich an dieser Stelle für ihre Mühe meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

In der lufttrockenen Substanz:

Wasser	15,14%
SiO_2	22,94%
Fe_2O_3	1,09%
Al_2O_3	8,46%
P_2O_5	0,09%

Auffallend ist hierbei der geringere Gehalt an Al_2O_3 und Fe_2O_3, während sehr viel SiO_2 anwesend ist. Da von diesem Boden nur die oberste Schicht zur Untersuchung kam, vermute ich, daß das Aluminium und das Eisen, welche im Boden als leicht lösliche Sulfate vorkommen, durch das Regenwasser in tiefere Schichten mitgerissen, der Boden also ausgelaugt worden ist. Die Kieselsäure geht in sauerer Lösung in den Gelzustand über und kann nicht mit ausgelaugt werden. Das geht deutlich aus der unten folgenden Analyse des Wasserextraktes aus dem Boden hervor.

Der Stickstoffgehalt des Solfatarenbodens ist sehr gering. Wenn Stickstoff überhaupt vorhanden ist, stammt die geringe Menge dieses Elements mit dem Regenwasser aus der Atmosphäre. Das Substrat ist weiter ausgezeichnet durch einen außerordentlich hohen Gehalt an freier Schwefelsäure, was besonders aus der folgenden Analyse des Wasserextraktes aus dem Schlamm der Salak-Solfatare hervorgeht:

	Per Liter Extrakt.
Trockenrest bei 105° C [indirekt[1])] . . .	47,70 gr
Kieselsäure (SiO_2)	0,54 „
Eisenoxyd (Fe_2O_3)	0,48 „
Aluminiumoxyd (Al_2O_3)	6,67 „
Phosphorsäure (P_2O_5)	0,06 „
Kaliumoxyd (K_2O)	9,035 „
Schwefelsäure (SO_3) gebunden	16,44 „
Schwefelsäure (H_2SO_4) frei	16,10 „

1) Eine direkte Bestimmung des Trockenrestes war durch den außerordentlich hohen Gehalt an freier Schwefelsäure nicht möglich, weil beim Eindampfen die Schwefelsäure sich verflüchtigte. Darum mußte die Bestimmung auf indirektem Wege geschehen. Sie bestand darin, daß 10 ccm Bodenextrakt, welche Flüssigkeit praktisch als eine freie Schwefelsäure enthaltende Aluminiumsulfatlösung betrachtet werden kann, mit $^1/_{10}$ norm. Natronlauge und Tropäolin als Indikator titriert wurde (Tropäolin 00 zeigte, daß eine Aluminiumsulfatlösung neutral reagierte). Nach Eindampfen der Flüssigkeit auf dem Wasserbad wurde bei 105° C getrocknet und gewogen. Von diesem Trockenrest wurde die verbrauchte Menge Na_2O abgezogen und die äquivalente Menge Wasser hinzugezählt.

Die Wasserstoffkonzentration dieses Bodens liegt bei pH 1. Wenn man dazu bedenkt, daß bei einer Konzentration von pH 3 praktisch die meisten Pflanzen nicht mehr zu leben imstande sind, so ist das üppige Gedeihen der Solfatarenpflanzen, insbesondere der in den sauren Schlammkesseln wachsenden Ericaceen und Farnpflanzen, sehr merkwürdig.

Die Bodenanalysen haben zunächst die Annahme von Junghuhn und Schimper von dem hohen Gehalt an Alaun durchaus bestätigt.

Das Aluminium ist im gewöhnlichen Boden ein weit verbreitetes Element, doch kommt es meist nur in sehr geringen Mengen in einer für die Pflanzen verwendbaren Form (Aluminiumphosphat, Aluminiumsulfat) vor. Verglichen mit den Solfatarenböden ist der Al-Gehalt gewöhnlicher Erde auch in seinem Maximum verschwindend gering.

Durch verschiedene Untersuchungen (Rothert, Stoklasa, Kratzmann, Wolffs Aschentabellen u. v. a.) wissen wir, daß die meisten Pflanzen das ihnen in löslicher Verbindung zur Verfügung stehende Aluminium leicht aufnehmen. Das Aluminium kommt in den meisten Pflanzen nur in geringen Mengen vor. Nur einige wenige Pflanzen sind bekannt geworden (Lycopodium und sonstige Farne, Symplocos, Orites), die größere Quantitäten speichern und daher auch als „Aluminiumpflanzen" bezeichnet werden[1]).

Es war von vornherein als wahrscheinlich anzunehmen, daß die Solfatarenpflanzen das ihnen in leichtlöslicher Verbindung zur Verfügung stehende Aluminium (Aluminiumsulfat) in größeren Mengen aufnehmen würden. Die mikrochemischen[2]) und chemisch-analytischen Untersuchungen haben dies durchaus bestätigt. Die Solfatarenpflanzen kann man wegen des hohen Gehalts an Aluminium als Aluminiumpflanzen bezeichnen.

Die hier folgende Tabelle zeigt das Resultat der mikrochemischen Untersuchung. Der Gehalt an Aluminium in Blättern und Wurzeln wurde nach der Cäsium-Methode bestimmt:

1) Vgl. die Literatur dazu bei Czapek, Biochemie der Pflanzen. Bd. II, Jena 1920.

2) Für die mikrochemische Untersuchung mittels CsCl vgl. E. Kratzmann, Der mikrochemische Nachweis und die Verbreitung des Aluminiums im Pflanzenreich. Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wiss. 1913, Bd. CXXII, S. 311 ff. Vgl. dort auch die ausführlich zitierte Literatur.

	Blatt	Wurzel
Vaccinium varingifolium	§[1])	§§§§
Rhododendron retusum	§	§§§§
„ javanicum	§	§§
„ malayanum	§	§§§§§
Gaultheria leucocarpa	§	§§§§
Ficus diversifolia	§§§	massenhaft
Melastoma setigerum	massenhaft	„
Rapanea avenis	§§§§	„
Elaeocarpus angustifolius	massenhaft	„
„ punctatus	„	„
Symplocos sessilifolia	„	„
„ spicata	„	„
Myrica javanica	§§§§	„
Albizzia montana	§§§§	„
Polypodium Feei (ganze Pflanze)	massenhaft	
Lycopodium vulcanicum (ganze Pflanze)	„	

Die mikrochemische Untersuchung zeigte schon, und diese Resultate wurden durch die chemisch analytische bisher bestätigt, daß das Aluminium bei den Ericaceen sich vorwiegend in den Wurzeln anhäuft. Auch bei Rapanea avenis, Myrica javanica und Albizzia montana ist diese Tendenz vorhanden. Die Beobachtung von Rothert[2]), daß das Aluminium bei verschiedenen Pflanzen in Topfkulturen mit Aluminium sich hauptsächlich in den Wurzeln konzentriert, wurde jetzt auch an Solfatarenpflanzen vom natürlichen Standort bestätigt.

Die Ericaceen sind, mit anderen Solfatarenpflanzen verglichen, arm an Aluminium; ihre Blätter enthalten nur sehr wenig davon, sie nehmen auch in dieser Beziehung eine Sonderstellung ein. Wir haben gesehen, daß sie die xeromorphen Vertreter der Assoziation darstellen, und es sei im Zusammenhang hiermit erwähnt, daß Stoklasa[3]) durch seine Untersuchungen über die Resorption des Aluminiumions bei verschiedenen Pflanzen in künstlicher Kultur zu der Annahme kommt, daß die „Xerophyten", verglichen mit Hydrophyten und Hygrophilen, eventuell auch Mesophyten, das Aluminiumion weniger aufnehmen. Er glaubt, daß das Protoplasma des Wurzelsystems des „Xerophyten" dem Aluminium den Durchtritt verwehrt.

Über die Quantität an Aluminium, die in der Pflanze angehäuft wird, geben einige chemische Analysen Auskunft:

1) Durch das Zeichen § ist der mehr oder weniger hohe Gehalt an Al ersichtlich.

2) W. Rothert, Das Verhalten der Pflanzen gegenüber dem Aluminium. Bot. Ztg. 1906, Jahrg. 64, I. Abt., S. 43 ff.

3) J. Stoklasa, Über die Resorption des Aluminium-Ions durch das Wurzelsystem der Pflanzen. Biochem. Zeitschr. 1922, Bd. 128, S. 35 ff. Die ausführliche Arbeit über diesen Gegenstand ist mir in Buchform noch nicht zu Gesicht gekommen.

	Blätter von					
	Elaeocarpus punctatus		Symplocos spicata		Melastoma setigerum	
	Solfatare (Salak)	gewöhnl. Boden	Solfatare (Kawah-Manoek)	gewöhnl. Boden	Solfatare (Salak)	gewöhnl. Boden
Asche (in % d. lufttr. Subst.)	9,61	5,00	20,08	4,68	16,67	6,86
In % d. Asche:						
SiO_2 . . .	3,09	4,67	4,28	3,98	3,68	3,75
Al_2O_3, Fe_2O_3, P_2O_5 . . .	42,21	3,73	72,24	8,65	16,25	9,70
Al_2O_3 . . .	38,40	n. b.	68,12	2,15	13,35	3,50
Fe_2O_3 . . .	1,00	n. b.	1,04	0,90	1,05	0,75
P_2O_5 . . .	2,81	7,55	3,08	6,50	1,85	8,45

Wir sehen aus diesen Analysen, daß der Aschegehalt der Solfatarenpflanzen bedeutend höher ist als der der Kontrollpflanzen, was dem hohem Gehalt des Bodens an Al_2O_3 zuzuschreiben ist. In der Literatur[1]) sind dieVertreter der Gattung Symplocos schon als sogenannte Aluminiumpflanzen bekannt, und wir sehen aus der Analyse von Symplocos spicata, daß diese Pflanze ungeheure Massen Aluminium in den Blättern enthält, und wahrscheinlich ist der Gehalt an Aluminium in den Wurzeln noch größer. Der geringe Gehalt an Al in den Kontrollpflanzen erklärt sich aus der Armut des Bodens an zugänglichen Al-Verbindungen. Noch eine Tatsache sehen wir deutlich, daß nämlich die Solfatarenpflanzen bedeutend ärmer an Phosphationen sind als die Kontrollpflanzen. Sollte die Gegenwart von Al die Aufnahme größerer Mengen dieses Elements hindern, wie Stoklasa dies nachgewiesen haben will? Diese Tatsache verdient weiter verfolgt zu werden, und nur exakte Kulturversuche können diese auffallende Erscheinung erklären. Dabei wären die interessanten Resultate von Stoklasa[2]) über

1) Schon Rumphius (1690) beschrieb eine Symplocos-Art von der Insel Amboina als Alaunbaum (Arbor aluminosa), und er fügt seiner Beschreibung hinzu, daß die Rinde und Blätter dieses Baumes an Stelle von Alaun dazu verwendet werden, beim Rotfärben mit einigen Farbhölzern oder mit einer Rubiacee, die mit der Krapp-Pflanze verwandt ist, als Beize zu dienen, um die Farbe festzuhalten und die Intensität noch zu erhöhen (vgl. hierzu Herb. Amboin. III, lib. V, Kap. 15, S. 160 und Tafel 100). Später hat Radlkofer (Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. 1904, Bd. XXII, S. 216 ff.) in den Palisadenzellen die sogenannten Tonerdekörper gefunden. Für das Vorkommen von beträchtlichen Mengen Al in Pflanzen vergleiche man auch Czapek, Biochemie der Pflanzen, Jena 1920, und die bereits zitierte Arbeit von Kratzmann.

2) J. Stoklasa, Über die Resorption des Aluminium-Ions durch das Wurzelsystem der Pflanzen. Biochem. Zeitschr. 1922, Bd. 128, S. 35 ff., und Über die

die Resorption des Aluminiums bei Pflanzen und über den Ionenaustausch zu berücksichtigen.

Die mikrochemischen sowie die chemisch-analytischen Untersuchungen der Solfatarenpflanzen haben gezeigt, daß das Aluminium bei fast allen in massenhaften Quantitäten aufgenommen und im Pflanzenkörper gespeichert wird. Von einer schädlichen Wirkung des Alauns der Solfatarenböden im Sinne Schimpers kann also nicht gesprochen werden. Die Salzflanzenhypothese von Schimper muß für die Solfatarenpflanzen abgelehnt werden.

Die Frage, wie das Al im Gewebe gespeichert wird, ist natürlich sehr schwer zu beantworten. Bei den Symplocos-Arten will Radlkofer[1]) sogenannte Tonerdekörper nachgewiesen haben, und nach den neuesten Untersuchungen von Neger[2]) wird auch tatsächlich das Aluminium bei einigen Symplocos-Arten in dieser Form im Palisadenparenchym niedergelegt. Ich habe die Symplocos-Arten der Solfataren daraufhin untersucht und die fraglichen Körper in großer Menge bei Symplocos spicata auch gefunden, dagegen war das Vorkommen dieser Gebilde bei der anderen Art zweifelhaft. Neger vermutet, daß das Aluminium in den Zellwänden gespeichert und zum Teil auch, wenn es in einem gewissen Überschuß aufgenommen wird, in den Palisadenzellen abgelagert wird, um später bei der Ausbildung der Fruchtwand verbraucht zu werden. Vielleicht ist die Härte der Fruchtwand der Symplocos-Arten auf die Einlagerung von Tonerde zurückzuführen. Auch die Fruchtwand von Rapanea avenis zeigt das Vorhandensein von Tonerde. Welche Rolle das Aluminium gerade in diesen Teilen der Pflanze spielt, müssen weitere Untersuchungen ergeben. Auch bei den Pflanzen mit Hydathoden, wie Ficus diversifolia[3]) und Rapanea avenis, wird das Aluminium in großen

---

Verbreitung des Aluminiums in der Natur und seine Bedeutung beim Bau- und Betriebsstoffwechsel der Pflanzen. Jena 1922.

1) Vgl. Fußnote 1, S. 102.

2) F. W. Neger, Neue Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie der Pflanzen. 3. Die Tonerdekörper in den Blättern von Symplocos-Arten. Flora 1923, Bd. 16, S. 326ff.

3) Schon Zollinger ist es in der Solfatare des Salak-Vulkans aufgefallen, daß einige Pflanzen dort Hydathoden besitzen. Er spricht von vier Pflanzen mit „Klieren" (= Drüsen) und erwähnt schon die goldgelben Hydathoden auf dem dunkelgrünen Blatt von Ficus diversifolia. Eine gute Beschreibung dieser Epithemhydathoden finden wir in der Arbeit von Renner über die Anatomie und Systematik der Artocapeen und Conocephaleen (vgl. Englers Jahrb. 1907, Bd. 39,

Quantitäten gespeichert, wie aus der Tabelle der mikrochemischen Untersuchung hervorgeht. Bei Ficus diversifolia habe ich die Hydathodenwirkung näher verfolgt und gefunden, daß durch das Hydathodenwasser außer Kieselsäure auch etwas Aluminium ausgeschieden wird. Dies ist aber nur der Fall, wenn die Pflanze in hochkonzentrierten Lösungen steht.

Ob und welche Rolle das Aluminium im Stoffwechsel der Solfatarenpflanzen spielt, wissen wir nicht. Es ist bekanntlich von verschiedenen Seiten behauptet worden, daß das Aluminium ein wichtiges Element für das Leben der Gewächse darstellt. Es ist aber hier nicht der Ort, um ausführlich auf diese Frage einzugehen. Ich möchte dafür auf das interessante Buch von Stoklasa[1]) hinweisen. Er erwähnt, daß das Aluminium in geringer Konzentration keimfördernd wirkt, und daß es in bestimmten Mengen das Wachstum günstig beeinflußt.

Meine Beobachtungen hinsichtlich der Solfatarenpflanzen sind noch zu lückenhaft, um jetzt schon etwas Sicheres darüber sagen zu können. Nur möchte ich darauf hinweisen, daß Versuche mit Ficus diversifolia von der Salak-Solfatare, in stark Al-haltigem und in gewöhnlichem Boden allerdings sehr auffallende Unterschiede zeigten. Die Samen dieser Pflanze waren in Al-Boden den anderen in gewöhnlichem Boden um mindestens 3 Wochen in der Keimung voraus. Während die Pflanzen in gewöhnlicher Erde im Wachstum stark zurückblieben, zum Teil etwas chlorotisch aussahen, waren die anderen in stark Al-haltigem Boden bedeutend größer, kräftiger und schön dunkelgrün gefärbt. Eine Giftwirkung bei höherer Konzentration des Al im Boden konnte nicht festgestellt werden, im Gegenteil, die Pflanzen vertrugen in Kultur gewaltige Mengen an Al. Das ist auch weiter nicht merkwürdig, wenn man bedenkt, daß diese Pflanzen am natürlichen Standort ebenfalls in einem stark Al-haltigen Boden wachsen. Das Begießen mit einer 40%igen Lösung von Aluminiumsulfat vertrugen sie ausgezeichnet.

Bei der Frage nach der Bedeutung des Aluminiums für den Stoffwechsel der Pflanzen müssen wir auch an die durch Stoklasa nachgewiesene entgiftende Wirkung des Aluminiums für eisenreiche Böden

---

S. 400). Später wurden sie wieder von Rothert (Über Chromoplasten in vegetativen Organen. Bull. d. l'Acad. d. Sc. d. Cracovie 1912, Sér. B, S. 279) beschrieben, der in den Hydathoden orangerote, carotinhaltige Chromoplasten nachwies. Zuletzt hat Molisch (Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. 1916, Bd. XXXIV, S. 66) die orangefarbigen Hydathoden von Ficus javanica (vermutlich lag ihm F. diversifolia vor) und das Vorhandensein von Carotinkörperchen in demselben beschrieben.

1) Über die Verbreitung des Aluminiums in der Natur. Jena 1922.

denken. Die Solfatarenböden sind häufig sehr eisenreich, was schon aus der rötlich-gelben Färbung derselben (z. B. am Kawah-Manoek) hervorgeht. Vielleicht ermöglicht das Aluminium durch seine entgiftende Wirkung überhaupt die Existenz der Vegetation an diesen Orten.

Möglicherweise spielt das Aluminium auch eine Rolle bei der Photosynthese. So meint Stoklasa, daß es ebenso wie Mangan, Zink und Kupfer als Katalysator eine starke Photosynthese bewirke. Die Versuche mit Ficus diversifolia, welche hier oben schon erwähnt wurden, haben gezeigt, daß die in gewöhnlicher Erde wurzelnden Pflanzen blasser aussehen als in der Solfatarenerde.

Es hat weiter keinen Zweck, die eventuelle Rolle des Aluminiums in den Solfatarenpflanzen weiter zu diskutieren. Es harren in dieser Beziehung noch viele Fragen der Bearbeitung. Jedenfalls besitzen wir in den javanischen Solfatarenpflanzen ein ausgezeichnetes Material für derartige Untersuchungen. Auch im Hinblick auf die eigenartige Wirkung von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma, die durch die Untersuchungen von Fluri[1]) und Szücs[2]) an das Licht gekommen ist, wären zellphysiologische Beobachtungen an Solfatarenpflanzen sehr erwünscht.

Wir haben den Solfatarenboden durch seine chemische Zusammensetzung als einen eigenartigen kennengelernt. Es muß sich jedem Besucher der javanischen Solfataren durch die Tatsache, daß auf diesem Boden nur stets dieselben Arten üppig gedeihen und häufig bestandbildend vorkommen (Vaccinium, Rhododendron, Symplocos, Rapanea, Melastoma u. a.), unwillkürlich die Überzeugung aufdrängen, daß diese Assoziation sich ganz speziell dem vulkanischen Boden angepaßt hat.

Als eine solche eigenartige Anpassung haben wir schon die Fähigkeit, große Mengen Aluminium aus dem Boden zu speichern, kennengelernt. Eine weitere Anpassung ist wohl die Fähigkeit, auf dem stark sauren Boden ohne jede Schädigung zu wachsen. Zuletzt sei noch auf die Eigenart hingewiesen, in dem an Stickstoffverbindungen armen Substrat gut zu gedeihen, und darauf möchte ich hier speziell aufmerksam machen. Sie setzt bei den betreffenden Pflanzen die Möglichkeit voraus, den Stickstoff auf andere Art zu beziehen.

In diesem Zusammenhang seien meine Untersuchungen über das Vorkommen von mykotrophen und bakteriotrophen Pflanzen in den

1) M. Fluri, Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma. Flora 1909, Bd. 99, S. 81.

2) J. Szücs, Über einige charakteristische Wirkungen des Aluminiumions auf das Protoplasma. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, Bd. LII, S. 269.

Solfataren mitgeteilt. Sie haben gezeigt, daß sämtliche geprüfte Solfatarenpflanzen Wurzelsymbionten sind [Vaccinium varingifolium, Rhododendron javanicum, Rh. malayanum, Rh. retusum, Gaultheria leucocarpa, Ficus diversifolia, Myrica javanica (bakteriotroph), Albizzia montana (bakteriotroph), Melastoma setigerum, die beiden Symplocos-Arten und die beiden Elaeocarpus-Arten[1])].

Von den Farnpflanzen wurde Polypodium Feei als Wurzelsymbiont erkannt, während meines Wissens Mykotrophie sonst nur für die Prothallien von Lycopodien erwähnt wird.

Obwohl der Beweis noch nicht erbracht wurde, so ist doch die Annahme sehr berechtigt, daß die Stickstoffarmut jungvulkanischer Böden und das Vorkommen von Wurzelsymbionten in kausalem Zusammenhang steht. Schon Junghuhn[2]) ist es nicht entgangen, daß die vorerwähnten Pflanzen auch typisch für die Krater der javanischen Vulkane sind. Er meint, daß sie wahrscheinlich die ersten Ansiedler nach einer Eruption sind. Später hat Miehe[3]) sehr verdienstvoll die Ansiedelung dieser Pioniere auf jungvulkanischem Boden mit der Wurzelsymbiose in Zusammenhang gebracht. Die Wurzelsymbiose wurde von Miehe nur bei Albizzia montana nachgewiesen, er vermutet sie aber auch bei den anderen Kraterpflanzen, und das hat sich durch vorliegende Untersuchungen bestätigt.

Wie gesagt, die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffs durch die Wurzelsymbionten der Solfataren und sonstigen Krater ist noch nicht nachgewiesen, aber ich würde mich durchaus nicht wundern, wenn exakte Untersuchungen sie nachweisen würden. Nach den Beobachtungen von Ternetz[4]) über die Stickstoffassimilation der Pilze der europäischen Haideericaceen ist es z. B. sehr wahrscheinlich, daß die javanischen Ericaceen sich nicht anders verhalten. Auch für Myrica javanica und Albizzia montana ist diese Fähigkeit als sehr wahrscheinlich anzunehmen.

---

1) Für verschiedene von diesen Pflanzen wurde die Anwesenheit von Mykorhizen bereits von Janse festgestellt. Vgl. hierzu J. M. Janse, Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Ann. d. Jard. Botan. d. Buitenzorg 1897, Vol. XIV, p. 53 ff.

2) F. Junghuhn, Java usw. II. Abt., 2. Ausgabe, Leipzig 1857, S. 39.

3) H. Miehe, Javanische Studien. Abh. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., Nr. IV, Bd. XXXII, S. 380, Fußnote 5.

4) Ch. Ternetz, Über die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, Bd. 44, S. 353.

Wie die Mycorhiza zustande kommt, ist auch eine Frage, die erst noch beantwortet werden muß. Nach meinen Beobachtungen findet die Infektion bei den Ericaceen schon sehr frühzeitig statt, und es wäre sehr wertvoll, einmal zu untersuchen, ob die Samen nicht bereits an der Pflanze infiziert werden. Bei den ganz eigenartigen Wachstumsbedingungen in der Solfatarenerde wäre es für die Pflanze sehr wichtig, wenn die Samen bereits den Pilz in den Boden mitbrächten.

Junghuhn hat zuerst auf die bemerkenswerte Tatsache aufmerksam gemacht, daß die Flora der Vulkangipfel („alpine Höhen" Schimpers) auf Java der der häufig viel tiefer gelegenen Solfataren außerordentlich ähnlich ist. Die meisten Solfatarenpflanzen, wie z. B. Vaccinium varingifolium, Rhododendron javanicum, Rh. retusum, Gaultheria leucocarpa, Myrica javanica, Albizzia montana, Polypodium Feei, Lycopodium vulcanicum u. a., finden wir auch auf den nackten Geröllhalden der Vulkangipfel wieder. Über die Ursache dieses Standortwechsels ist sich Junghuhn anscheinend nicht ganz im klaren. Während er bei den Solfataren[1]) nicht allein der offenen Beschaffenheit des Standorts, sondern auch seiner chemischen Beschaffenheit eine wichtige Rolle einräumt, hält er die Chemie des Bodens an anderer Stelle[2]) für eine unwesentliche und nur scheinbare Ursache und will nur die nackte und steinige Beschaffenheit des Bodens, worauf die Sonne ungehindert herabstrahlen kann, also die Trockenheit des Substrats, als den alleinigen Grund des Standortwechsels ansehen. Mit dem Widerspruch zwischen seiner Annahme und der Tatsache, daß der Boden der Solfatare häufig gar nicht trocken, sondern sogar sehr naß sein kann, setzt er sich weiter nicht auseinander. Schimper[3]) kommt auf den erwähnten Standortwechsel zurück, greift die Anschauung Junghuhns von der Trockenheit des Substrats wieder auf und versucht nun den obengenannten Widerspruch durch die bekannte Hypothese von der „physiologischen Trockenheit" der nassen Solfataren zu lösen.

Man kann nicht anders sagen, als daß diese geniale Hypothese, oberflächlich betrachtet, viel Bestechendes hat. Die Untersuchungen haben aber, wie wir gesehen, die Unhaltbarkeit derselben für die nassen

1) Vgl. hierzu das mehrfach erwähnte klassische Werk: Java usw. I. Abt., 2. Ausgabe, 1857, S. 456.

2) Vgl. ebenda, II. Abt., 2. Ausgabe, 1857, S. 55.

3) Über Schutzmittel gegen Transpiration usw. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1890, S. 1058. Vgl. auch Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1908, S. 17.

Solfataren bewiesen. Der Standortwechsel ist daher, allein von der wasserökonomischen Seite aus betrachtet, nicht zu erklären. Dagegen ist es meines Erachtens sehr gut möglich, wenn wir die Ernährungsphysiologie dieser Vulkanpflanzen berücksichtigen. Wir haben doch gesehen, daß die mehrfach erwähnten Pflanzen den eigenartigen chemischen Bedingungen jungvulkanischer Böden ausgezeichnet angepaßt sind und daher auch als Pioniere auf diesen Böden auftreten können. Sowohl der Boden der am Gipfel liegenden Kraterräume als jener der häufig tiefer an den Flanken[1]) der Berge vorkommenden Solfataren sind vulkanischen Ursprungs; beide bauen sich aus denselben Grundstoffen auf, und beide bieten den Pflanzen dieselben eigenartigen Ernährungsbedingungen.

Die Krater- und Solfatarenassoziation ist in erster Linie eine edaphische. Der Vegetationstypus wird vor allem durch die chemische Beschaffenheit des Substrats bestimmt und nicht durch die physikalische, denn diese kann, wie wir gesehen haben, sehr verschiedenartig sein (trockenes Lavageröll, trockene und nasse Solfataren), und auch nicht durch die Temperatur und Luftfeuchtigkeit, welche in den am Gipfel liegenden Kratern und den häufig viel tiefer gelegenen Solfataren sehr verschieden sein können. Daß die Assoziation eine an starke Sonnenbestrahlung angepaßte Pflanzengesellschaft darstellt, bringt einfach die Tatsache mit sich, daß Krater und Abhangsolfataren durch ihre Entstehungsweise und Lage offene Räume sind.

Wie die edaphischen Faktoren für die Besiedelung ausschlaggebend sind, sehen wir deutlich daraus, daß mit der Änderung dieser Faktoren auch die Assoziation einen ganz anderen Charakter bekommt. Die Pionierflora wird durch andere Pflanzen ersetzt, sobald der Boden durch starke Verwitterung und durch die Tätigkeit der Pioniere selbst humös geworden ist. Wir sehen das sehr gut an den beiden ungefähr gleich hohen, nahe liegenden (3 km in Luftlinie) Gipfeln des Gedeh-Massivs. Der Gedeh selbst hat noch einen tätigen Krater und besitzt die Pionierflora in ursprünglicher Form, während der andere Gipfel,

1) Die tiefere Lage der Solfataren erklärt sich aus dem Umstand, daß die vulkanischen Exhalationen und die vulkanischen Produkte nicht ausschließlich aus dem am Gipfel des Kegels endenden Krater hervorbrechen, sondern sich auch am Hang des Kegels einen Ausweg bahnen. Wolff (Der Vulkanismus, Bd. I, 2. Hälfte, 1914, S. 552) meint, daß dies besonders bei den Exhalationen der Fall sei, weil sie wegen ihrer Flüchtigkeit sehr viel leichter den porösen, hauptsächlich aus Lockermaterialien bestehenden Ausschüttungskegel zu durchbrechen vermögen. Fumarolentätigkeit auf dem äußeren Hang des Vulkans ist überaus häufig.

der Pangerango, ein schon längst erloschener Vulkan, wo der Boden, wie Junghuhn ganz richtig bemerkt, mit einer dicken humösen Schicht bedeckt ist, bereits eine allgemeine alpine Flora und nur Relikte der Pionierflora aufweist.

Auf das Vorkommen verschiedener Solfatarenpflanzen als Epiphyten und auf die Ursachen dieses Standortwechsels sowie auf verschiedene andere Probleme der Besiedelung und Verbreitung der Vulkanflora hoffe ich in einer anderen Arbeit zurückzukommen.

Zusammenfassung.

1. Die Assoziation der javanischen Solfataren ist nicht einheitlichen Charakters. Man kann deutlich zwei Komponenten unterscheiden. Die eine enthält mehr oder weniger xeromorphe Pflanzen, die Ericaceen, die andere enthält mesomorphe Pflanzen mit zum Teil hygromorphen Merkmalen (Hydathoden bei Rapanea avenis und Ficus diversifolia).

2. Die anatomische Untersuchung der Solfatarenpflanzen kommt zu Ergebnissen, die nicht für die Hypothese der „physiologischen Trockenheit“ des Standorts sprechen.

3. Auch die physiologische Untersuchung zeigt das Gegenteil der Schimperschen Hypothese. Die Transpiration der Solfatarenpflanzen ist nicht geringer als die anderer Pflanzen normaler Standorte. Ihre Wasserökologie zeigt nichts Besonderes.

4. Die mikrochemische sowie die chemisch-analytische Untersuchung zeigte, daß die Solfatarenpflanzen das im Boden in großen Mengen vorhandene Aluminium stark speichern und als „Aluminiumpflanzen“ bezeichnet werden können.

5. Der Solfatarenboden ist durch Al-Gehalt, Stickstoffarmut, Säurehaltigkeit und hohe Temperaturen ausgezeichnet. Die Solfatarenpflanzen sind diesen eigenartigen Faktoren ausgiebig angepaßt. Als Schutz gegen sehr hohe Temperaturen im Boden besitzen die Wurzeln einen Korkmantel, der als Isolator wirkt. Die Widerstandsfähigkeit gegen den außerordentlich hohen Gehalt an freier Säure im Boden ist eine sehr markante Eigenschaft der betreffenden Gewächse.

6. Alle daraufhin untersuchten Solfatarenpflanzen sind Wurzelsymbionten. Da der Boden sehr arm an Stickstoff ist, wird die Wurzelsymbiose wahrscheinlich im Dienste der Stickstoffassimilation stehen. Jedenfalls ist die Annahme nicht von der Hand zu weisen, daß Wurzelsymbiose und Stickstoffarmut im kausalen Zusammenhang stehen.

7. Das Vorkommen der gleichen Assoziation sowohl in den Kratern der Vulkangipfel als auch in den tiefer gelegenen, nassen Solfataren kann durch die Hypothese von der „physiologischen Trockenheit" der Solfataren nicht erklärt werden, sondern ist eine Folge der eigenartigen Ernährungsbedingungen auf jungvulkanischen Böden.

Treub-Laboratorium.

Buitenzorg, Java, April 1924.

Über experimentell hervorgerufene ascidienförmige Blätter von Bryophyllum calycinum Salisb.

Von **Wilhelm Figdor.**

Mit Tafel I.

Eine der auffälligsten Bildungsabweichungen, die an Blättern der verschiedensten dicotylen Gewächse auftritt, ist dadurch charakterisiert, daß die dorsiventral ausgebildete Blattspreite, normalerweise mehr oder minder flach ausgebreitet, becher-, schlauch- oder, wie man sich auch ausdrückt, ascidienförmig[1]) gestaltet erscheint. Die Ursache für das Zustandekommen dieser merkwürdigen Abnormität[2]) ist, soweit ich die einschlägige Literatur übersehe, bisher nicht bekannt geworden.

Gelegentlich meiner Studien über das Regenerationsphänomen, die ich noch fortsetze, gelangte ich zu Ergebnissen, die wenigstens für gewisse Fälle, wie mir scheint, eine Erklärung bieten für das Entstehen der eingangs erwähnten, nach Art der Becher sich entwickelnden Blätter. Wenn man derartige Mißbildungen näher betrachtet, so sieht man, daß entweder ein ganzes, einfaches Blatt oder ein Teilblatt eines zusammengesetzten in ein becherförmiges umgewandelt werden kann. Es kommt aber auch vor, und zwar in beiden eben erwähnten Fällen, daß nur aus einem Teile eines normal ausgebildeten Assimilationsorgans eine Ascidie sich entwickelt. Die nachfolgenden Ausführungen beziehen sich auf das letzterwähnte Geschehen.

1) Über das Vorkommen dieser teratologischen Bildungen vgl. Penzig, Pflanzenteratologie, 2. Aufl., Berlin 1921, Bd. I, S. III und Bd. II und III. Vgl. auch die Arbeiten von Theo I. Stomps, Blattbecher und Sproßbecher, Rec. de Trav. bot. Neérl., Bd. 14 (1917), S. 61; Sproßbecher von Oenothera, Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 36 (1918), S. 384 ff., Blattbecher, Sproßbecher und Stengelbecher, ebendort Bd. 40 (1922), S. 264 und Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., (1913), S. 23 ff.

2) Daß derartig geformte Blätter für die Vertreter mancher Familien eigentümlich, also in der Organisation der Pflanzen begründet sind (ich erinnere hier nur an die Sarraceniaceen, Utriculariaceen u. a.), setze ich als bekannt voraus.

Bei sämtlichen Versuchen über die Fähigkeit der Laubblätter, verloren gegangene Blatteile wieder zu ersetzen, war man meistens nur bestrebt, das Vorkommen einer seitlichen Restitution einer Blatthälfte, die Bedingungen, unter welchen eine solche erfolgt, und die Ursachen hierfür[1]) kennen zu lernen. Ich hielt es nun u. a. für wünschenswert, zu untersuchen, was geschieht, wenn die Lamina bzw. Teile dieser in einer zur Medianebene senkrechten Richtung (die Schnittführung ist dann mehr oder weniger parallel zur Fläche der Lamina gerichtet) eingeschnitten, oder wenn gewisse Partieen des Medianus allein verletzt werden. Es geschah dies entweder durch einen in den Mittelnerv von der Blattspitze her schräg verlaufenden, verschieden tief geführten Schnitt, oder es wurden keilförmig gestaltete Stücke (die Spitze des Keils war gegen die Blattspitze zu gerichtet) aus dem Medianus herausgeschnitten, ohne daß die Basis des Keils von der normalen Blattfläche abgetrennt wurde.

Als Versuchsobjekte wählte ich einmal Exemplare von Bryophyllum calycinum Salisb., und zwar aus zweierlei Gründen: 1. wegen der dicken, fleischigen Blätter und des aus der Unterseite mächtig hervorragenden Mittelnervs, Erscheinungen, die kräftig ernährte Pflanzen immer zeigen, und 2. hoffte ich gleichzeitig, noch einen Beitrag liefern zu können zur Frage nach der Entwicklung der bekannten blattbürtigen Knospen. Wir wissen ja durch die schönen Untersuchungen Goebels[2]), welche große Rolle Korrelationserscheinungen und äußere Bedingungen hierbei spielen.

Zunächst sei hier daran erinnert, daß Bryophyllum[3]) in Abhängigkeit von dem Alter der Exemplare verschieden gestaltete Blätter ausbildet; in der Jugend sind sie einfach, ungeteilt, die sich später entwickelnden hingegen unpaarig gefiedert. An gesunden, stark wachsenden Pflanzen beobachtet man oftmals, daß das am Ende der Blattspindel stehende Blättchen mit den zunächst befindlichen Fiedern mehr oder weniger deutlich seitlich verwächst, und zwar entweder beiderseits

1) Vgl. insbesondere Benecke u. Jost, Pflanzenphysiologie (bei G. Fischer in Jena, 1923), Bd. II, S. 101 u. 147 ff.; E. Korschelt, Regeneration in Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. VIII, S. 159 ff.; Küster, Patholog. Pflanzenanatomie, 2. Aufl. (1916), S. 123 ff.; Karzel, R., Untersuchungen über Regeneration von Sproßspitzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 63 (1924), S. 111 ff. und die daselbst angeführte Literatur.

2) Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Berlin (1908), S. 150.

3) Sämtliche Angaben beziehen sich nur auf B. calycinum.

gleich oder ungleich. Die basiskope Hälfte der Fiedern ist immer viel stärker entwickelt als die akroskope und muß daher die einzelne Blattfieder als asymmetrisch bezeichnet werden. Auffällig erscheint, daß der gegen die Abstammungsachse zugewendete Blattrand der einzelnen Fiedern sich in Form einer Rinne auf der Oberseite der Blattspindel bis zum nächsten Fiederpaar herab fortsetzt.

Eine größere Anzahl von Blattfiedern wurde in oben angegebener Weise spät im Frühjahr in ganz jugendlichem, also stark wachstumfähigem Zustande verschiedentlich verletzt. Die Pflanzen befanden sich selbstverständlich anfangs im Glashause und kamen dann im Hochsommer in den Grund, wo sie prächtig gediehen. Gegen den Herbst zu waren an manchen operierten Blattfiedern tütenförmige Blätter[1]) entstanden. Einen Begriff von der Gestalt dieser kann man sich wohl am besten durch Betrachten der Photographieen machen, die nach Alkoholpräparaten angefertigt wurden.

Fig. 1 zeigt ascidienförmige Blätter an dem 3. Fiederpaar (von der Blattspitze an gerechnet), an dem 2. Fiederpaar ist nur ein Becher entwickelt (a von oben, b von unten, c von der Seite gesehen). Der Rand der Ascidien ist gerade so eingekerbt wie der des sonst normalen, nur im Wachstum zurückgebliebenen Blattes.

Fig. 2. An zwei aufeinanderfolgenden Fiederpaaren wurden nur die auf einer Seite befindlichen Blattfiedern verletzt, um eine korrelative Beeinflussung eventuell nachzuweisen. Eine solche machte sich bis zu einem gewissen Grade sicherlich bemerkbar.

Einige wenige zahlenmäßige Angaben mögen noch näheren Aufschluß geben über die Größe der Ascidien und ihrer Tragblätter überhaupt. In einem Falle waren zwei gegenüberliegende Blattfiedern 6,8 cm bzw. 7,3 cm lang. Die Ansatzstellen der Petioli der Ascidien lagen ca. 3 cm von der Blattspindel entfernt. Die Länge des Blattstiels des tütenförmigen Blattes betrug 1,1 bzw. 1,5 cm, die der Lamina 4,4 bzw. 8,3 cm (unten längs des schwachgekrümmten Mittelnervs gemessen). Die Höhe des Blattbechers, d. h. die Länge der Lamina von der Übergangsstelle des Petiolus in die Lamina (in der Medianebene gemessen) war 1,6 cm bzw. 2,1 cm.

Bei einem Fiederblatt (Fig. 3) wurde ein schräger Einschnitt, von oben geführt, in den Medianus gemacht, bei gleichzeitig gänzlicher

1) Nebenbei sei erwähnt, daß I. C. Costerus und Smith (Studies in tropical Teratologie, Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, 2. Serie, Vol. XIV [1915], S. 83—94) eine Umbildung der Blattlappen in Ascidien bei Bryophyllum proliferum Bowie beobachtet haben.

Durchtrennung der Blattspreite. Man sieht an diesem Objekte aller Wahrscheinlichkeit nach gerade den Beginn einer Ascidienbildung.

Es handelt sich hier in all diesen Fällen um nichts anderes als um eine Restitution der Lamina, die von einem Teil des Medianus ihren Ursprung nimmt und letzten Endes zur Bildung von tütenförmigen Blättern führt. Wenn wir der Einteilung, die Penzig[1]) gegeben, folgen, so sind sie in die Kategorie der „Epascidien" einzureihen. Charakteristisch ist bekanntlich für diese, daß die Blattoberseite die Innenseite der Ascidie bildet.

Es würde an dieser Stelle zu weit führen, alle Bildungen, die ich erhalten, näher zu beschreiben. Die Untersuchungen über das Zustandekommen dieser sind übrigens lange noch nicht abgeschlossen. Erst wenn dies geschehen, sollen die beobachteten Restitutionserscheinungen, einige damit im Zusammenhange stehende Versuchsergebnisse, die Wachstumsverhältnisse der operierten Blätter im Vergleiche mit den normalen an anderer Stelle genau beschrieben werden. Auch des histologischen Baues der durch das Experiment erhaltenen Ascidien wird zu gedenken sein.

Nicht unerwähnt soll schließlich bleiben, daß ich ganz ähnliche Gebilde, wie ich sie experimentell hervorgerufen, manchmal auch an Bryophyllum-Blättern beobachtet habe, die durch Tiere (Raupen) und zwar anscheinend durch Fraß verletzt wurden.

Wien, Biologische Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften.

Erklärung zu Tafel I.

Die Photographieen (in annähernd nat. Gr. nach Alkohol-Präparaten angefertigt) stellen Teile der Blätter von Bryophyllum calycinum dar.

Fig. 1. Ascidienförmige Blätter, a von oben, b von unten, c von der Seite gesehen.

Fig. 2. Ascidien mit zwei nebeneinander befindlichen Blattfiedern auf einer Seite der Blattspindel gelegen.

Fig. 3. Beginn einer Ascidienbildung.

1) Penzig, l. c. Bd. I, S. III.

Über die Entlassung der Spermatozoiden von Isoëtes.

Von **Kenjiro Fujii.**

Über die Befruchtungsvorgänge im Pflanzenreich liegt bereits eine stattliche Reihe der Arbeiten von verschiedenen Autoren vor. Abgesehen von der karyologischen Seite der Vorgänge sind in erster Linie diejenigen über die Chemotaxis der Spermatozoiden hervorzuheben, worunter besonders die von Pfeffer (1884), Shibata (1904, 1905 und 1911), Lidforß (1905), Bruchmann (1909) u. a. uns einen tieferen Einblick in das Wesen der Einzelvorgänge der Befruchtung bereiten.

Die Entlassung der Spermazellen ist ein Vorgang, ohne den die Befruchtung überhaupt nicht zustande kommen kann. Sie spielt deshalb eine ebenso wichtige Rolle in der Befruchtung wie die Chemotaxis.

Goebel hat schon im Jahre 1898[1]) seine Beobachtung über den Mechanismus der Entlassung der Spermazellen oder der Entleerung der Antheridien bei Moosen geschildert und auch in seinem Meisterwerk „Organographie der Pflanzen" bei Bryophyten und Pteridophyten diesen Vorgang mit besonderer Aufmerksamkeit erörtert[2]). Seit dieser Zeit hat man jedoch, soweit mir bekannt ist, dem Mechanismus der Spermazellenentlassung keine große Aufmerksamkeit geschenkt. Somit bleibt unsere Kenntnis über diesen Vorgang, nämlich den ersten Vorgang der Befruchtung, noch sehr lückenhaft.

Ein Zufall veranlaßte mich, den Mechanismus der Entlassung der Spermatozoiden bei Isoëtes näher zu studieren.

Die vorliegende Mitteilung ist das Ergebnis meiner diesbezüglichen Untersuchungen, die hauptsächlich in den Wintern 1906—1907 und 1909—1910 ausgeführt wurden. Die Hauptresultate wurden im März 1907 und Februar 1910 in den Sitzungen der „Tokyo Botanical Society" mitgeteilt, und die kurzen Zusammenfassungen auf japanisch finden sich

1) Goebel, K., Über den Öffnungsmechanismus der Moosantheridien. Ann. Jard. bot. Buit., 2. Suppl. 1898, S. 65—72.

2) Ders., Organographie der Pflanzen, 1898—1901, S. 273ff. und S. 389ff.; ibidem, 2. Aufl., Teil 2, 1915—1918, S. 522ff. und S. 919ff.

in den Sitzungsberichten der Gesellschaft[1]). Die Einzelheiten der Arbeit blieben aber bis jetzt unveröffentlicht. Während der seither verflossenen anderthalb Dezennien ist jedoch meines Wissens kein ähnlicher Fall bekannt geworden, so daß es mir der Mühe wert erscheint, im folgenden die seltsamen Befunde bei der Spermazellenentlassung von Isoëtes zu beschreiben.

Es war seinerzeit meine eigentliche Absicht, die Entwicklung des Blepharoplasten oder des Zilienbildners der Spermazellen von Isoëtes zu untersuchen. Dazu hielt ich eine Anzahl Kulturen von Mikrosporen (richtiger männliche oder Mikro-Prothallien) dieser Pflanzen in Petrischalen mit Leitungswasser, woraus von Zeit zu Zeit eine kleine Menge Mikrosporen herausgenommen wurde, um das richtige Stadium der Entwicklung der Antheridien zur Fixierung zu entnehmen. Als ich damals sehr in Anspruch genommen war und mehrere Wochen lang das Nachsehen der Kulturmaterialien versäumte, habe ich den verstorbenen Herrn Y. Hihara, meinen damaligen Privatassistenten, gebeten, zu untersuchen, ob die Spermatozoiden noch nicht entwickelt sind, um die richtige Zeit zur Untersuchung für das betreffende Jahr (1907) nicht zu verpassen. Zu meiner Enttäuschung teilte er mir mit, daß er eine große Anzahl von Spermatozoiden unter dem Mikroskop herumschwärmend beobachtet hat, so daß es anzunehmen war, daß ihre Entwicklung schon vollendet sei. Hierbei bemerkte er noch, daß das Herausschwärmen der Spermatozoiden nie wahrgenommen wird, wenn man nicht dem auf dem Objektträger befindlichen Kulturwassertropfen noch einen Tropfen destillierten Wassers zusetzt.

Diese merkwürdige Erscheinung konnte nicht durch eine einfache Verdünnung der Kulturflüssigkeit erklärt werden, sondern durch irgendeine unbekannte Eigenschaft des zugesetzten destillierten Wassers, so daß dessen eingehendere Untersuchung nötig wurde.

Das von Herrn Hihara benutzte destillierte Wasser war in der Wasserflasche nach A. L. Winton[2]) aufbewahrt worden. Sie hatte wie gewöhnlich an ihrer Mündung zwei gebogene Glasröhren, die eine für Luftzutritt und die andere für Ausfließen des Wassers. Die Ausflußröhre wurde an ihrem Ende mit einem etwa 12 cm langen Gummischlauch verbunden, und das Ende des letzteren war mit einem gespitzten Glasmundstück versehen. Der Gummischlauch enthielt in seinem Innern nahe an der Ansatzstelle des Mundstücks eine Glaskugel, deren

1) Bot. Mag., Tokyo, Bd. 21, 1907, S. 72 und Bd. 24, 1910, S. (75)—(76).

2) Sturgis, W. C., An improved form of wash-bottle for microscopists. Journ. of Applied Microscopy (Rochester), vol. 1, 1898, p. 75—76.

Durchmesser etwas größer als der des Gummischlauches war. Dieser gebogene Teil des Ausflußrohres sowie der Gummischlauch bis zur Glaskugel war immer mit Wasser gefüllt. Drückte man den Gummischlauch über dem Glasкügelchen zwischen zwei Fingern, so floß das Wasser tropfenweise aus, da der Gummischlauch sich in der nicht gedrückten Richtung ausdehnte und den Weg für das Wasser öffnete. Auf diese Weise wurde ein Tropfen des destillierten Wassers von der Flasche entnommen und auf das Mikrosporenpräparat geträufelt.

Zunächst stellte ich diesen Spermazellenentlassungsversuch mit frisch bereitetem, reinem destillierten Wasser an und konnte feststellen, daß das reine Wasser tatsächlich wirkungslos ist. Weiter wurde bemerkt, daß die Innenseite des Mundstücks durch Algen grün gefärbt war. Es läßt sich alsdann schon vermuten, daß das Wasser, welches durch das Mundstück tropfenweise ausfloß, nicht mehr reines destilliertes Wasser war. Aber als ich eine andere algenfreie Wasserflasche unter einer Anzahl derartiger Flaschen in unserem Laboratorium auswählte und den Wassertropfen aus der letzteren auf das Entlassungsvermögen prüfte, erwies es sich als ebenso wirksam wie das aus dem Mundstücke, in dem sich Algen entwickelt hatten. Dies zeigte, daß die Entlassung der Spermatozoiden nicht an die Algen gebunden ist. Nun habe ich das ganze Ausflußsystem der Flasche entfernt und mittels einer gereinigten Glaspipette einige Tropfen des destillierten Wassers direkt aus dem Innern der Flasche genommen und damit das Experiment angestellt. Dabei ergab es sich, daß das Innenwasser der Flasche ganz wirkungslos ist wie das frisch bereitete destillierte Wasser. Dies zwingt uns zum Schluß, daß das Rätsel wohl im Innern des Gummischlauches zu suchen ist. Bei der Prüfung mit Lackmuspapier reagierte das Wasser im Innern des Gummischlauches bedeutend sauer, viel stärker als es durch Kohlensäure aus der Luft erklärt werden konnte. Ähnliche Prüfungen des Wassers aus dem Innern des alten Gummischlauches an der Mündung der Wasserleitung zeigte die nämliche Reaktion. Gleichzeitig erwies es sich, daß solches Wasser aus dem Gummischlauch mehr oder weniger wirksam ist zur Spermatozoidenentlassung.

Ferner wurde gefunden, daß das Gummischlauchwasser beim Kochen seine Spermazellenentlassung auslösende Kraft verliert, während die saure Reaktion verstärkt wird. Daraus ergab sich, daß der wirksame Stoff (eventuell die wirksamen Stoffe) flüchtig und wasserlöslich ist. Zuerst war es mir doch keineswegs klar, was für ein flüchtiger Stoff in dem mit Wasser gefüllten Gummischlauche sich befindet.

Ein Stück Kautschuk, dessen Oberfläche ziemlich schwarz geworden war, und auch Gummischläuche wurden zerschnitten und mehrere Tage lang im destillierten Wasser in geschlossenen Gefäßen stehen gelassen. Beide Wasserextrakte erwiesen sich als wirksam zur Spermazellenentlassung. Ein Extrakt aus dem ganz frischen, nicht geschwärzten Kautschukstück erwies sich als wirkungslos. Alle flüchtigen, schwer oder leicht wasserlöslichen und auch sonstigen Stoffe, die seinerzeit zu meiner Verfügung standen, wurden eifrig geprüft; darunter waren organische und anorganische Säuren, Basen, Salze, Aldehyde, Ketone, Phenole, Alkohole, Äther, Benzol, sowie Alkaloide u. a. m. Darunter wurde Äthyläther als wirksam gefunden. Dieser Befund war sehr sonderbar, zwar erschien es mir höchst unwahrscheinlich, daß Äther im Extrakte von Kautschuk oder von Gummischlauch sich bildet. So habe ich die Versuche weiter fortgesetzt; doch hatte ich mich mehrere Wochen vergebens bemüht, ohne irgendeinen die Frage beantwortenden Stoff ausfindig machen zu können, bis auf einmal gegen Abend, bei der mikroskopischen Untersuchung bei Gasbeleuchtung zu meiner großen Überraschung eine starke Entlassung der Spermazellen wahrgenommen wurde, ohne daß irgendein Stoff dem Mikrosporenpräparate hinzugefügt worden war. Ich habe sofort ein neues Material auf dem neuen Objektträger aufgestellt, konnte aber keine Entlassung mehr beobachten. Dieses Ereignis glaubte ich im Anfang nur dadurch erklären zu können, daß der erste Objektträger durch einen Zufall mit dem Kautschukextrakt benetzt wurde, bevor die Mikrosporen auf den Objektträger kamen. Aber am nächsten Abend, als das Entlassungsexperiment bei Gasglühlicht angestellt wurde, kehrte dieselbe Erscheinung wieder. Diesmal war es ganz ausgeschlossen, daß die Entlassung durch die Unreinlichkeit des benutzten Objektträgers verursacht worden war, da er mit großer Vorsicht behandelt wurde. Ich habe sofort das Mikrosporenpräparat samt dem Objektträger erneuert und habe alsdann wieder gefunden, daß die Spermazellenentlassung nicht mehr zum Vorschein kam. So stand ich vor einem neuen Rätsel. Eine Überlegung brachte mich auf den Gedanken, daß es sich hier um Photokinesis handle. Diesbezügliche Versuche zeigten aber alsbald, daß diese Erscheinung nichts damit zu tun hat.

Bei weiterem Nachdenken fiel es mir ein, daß das Gas in beiden Fällen beim Anzünden zurückgeschlagen hatte und daß Geruch nach Leuchtgas bemerkt wurde.

Die Wirkung des Leuchtgases auf die Zellen war damals noch sehr wenig bekannt, doch schien es mir wohl möglich, daß die eigen-

tümliche Entlassungserscheinung von der Wirkung des Leuchtgases herrührt, da das Leuchtgas verschiedene, im Wasser mehr oder weniger lösliche, flüchtige Stoffe enthält. In der Tat war ich überrascht von der Wirkung des Leuchtgases, als ich den Objektträger mit den Isoëtes-Mikrosporen ohne Deckglas direkt dem ausströmenden Leuchtgas von der Gasleitung aussetzte[1]). Beim Mikroskopieren dieses Präparates nach etwa 6 Sekunden waren große Mengen der schwärmenden Spermatozoiden überall im Gesichtsfelde zu finden. Diese erstaunliche Wirkung des Leuchtgases wurde in wiederholten Versuchen festgestellt. Es mußte untersucht werden, ob die wirksamen Stoffe im Kautschuk- oder Gummiextrakt und im Leuchtgase dieselben seien. Da die chemischen Bestandteile des Leuchtgases wohl bekannt sind, so wurde ich jedenfalls nunmehr instand gesetzt, mit einer bestimmten Anzahl der bekannten Stoffe zu arbeiten und daraus die Spermazellenentlassung auslösenden Stoffe zu ermitteln. Das Leuchtgas besteht aus Wasserstoff, Methan, Kohlenoxyd, Äthylen, Benzol und anderen schweren Kohlenwasserstoffen, Kohlendioxyd und Stickstoff. Wahrscheinlich enthält es noch eine Menge Sauerstoff, manchmal auch Ammoniak, Schwefelwasserstoff und Schwefligsäureanhydrid. Aber der Versuch mit Wasserstoff zur Spermazellenentlassung fiel negativ aus. Derjenige mit aus entwässertem Natriumazetat und Natronkalk gewonnenem Methan erwies sich als wirksam. Die Versuche mit Gasen aus dem Teich im botanischen Garten der Universität waren aber ganz unsicher. Daher habe ich das Methan durch Zersetzung von Zinkmethyl mit Wasser von neuem dargestellt. Dieses reine Methan zeigte sich ganz wirkungslos; aber der weiße Rauch, der bei der Entzündung des Zinkmethyls entsteht, erwies sich als wirksam. Das durch Zersetzung des Zinkäthyls mit Wasser erhaltene Äthan war ebenfalls wirkungslos. Benzol, Stickstoff, Sauerstoff, Ammoniak, Schwefelkohlenstoff, Schwefelwasserstoff, Schwefligsäureanhydrid sowie Paraffine wurden als durchaus unwirksam gefunden; dagegen erwies sich Äthylen als stark wirksam, aber Äthylenbromid und Äthylenchlorid übten keine Wirkung aus. Nach der Prüfung einer Anzahl von verwandten Kohlenwasserstoffen wurden Acetylen, Butylen (Isobutylen) und Isoamylen sowie der durch starke Erhitzung des Paraffins entweichende Rauch als kräftig wirkende Stoffe gefunden. Daraus ergibt sich, daß alle untersuchten ungesättigten Kohlenwasserstoffe wirksam sind, während die gesättigten wirkungslos

1) Später wurden die Entlassungsversuche, wie unten erwähnt, etwas anders ausgeführt.

bleiben. Ebenso ist das ungesättigte Kohlenmonooxyd wirksam, während das gesättigte Kohlendioxyd unwirksam ist.

Bei der trockenen Destillation des Kautschuks sollen gebildet werden: Kohlendioxyd, Methan, Butylen, Trimethyläthylen und andere Kohlenwasserstoffe, wie Isopren, Kautschin und Heven[1]). Bei der langsam fortschreitenden Zersetzung des mit Wasser gefüllten Gummischlauchs sowie der im Wasser luftdicht verschlossenen zerschnittenen Gummischlauchteile und alten Kautschukstücke erscheint es wohl möglich, daß auch derartige Stoffe, wie Kohlenmonooxyd und eine Reihe von ungesättigten Kohlenwasserstoffen, zur Bildung kommen. Es gehören also die wirksamen Stoffe im Extrakt von Kautschuk oder Gummi wahrscheinlich zu derselben Gruppe wie diejenigen im Leuchtgas.

Ich habe diese Versuche mit rektifiziertem und von Äthylen befreitem Äthyläther wiederholt und konstatiert, daß der im allgemeinen als chemisch rein betrachtete Äther sich doch als wirksam erwies. Äther, der gesättigte Moleküle hat und sich infolgedessen in der Regel inaktiv verhält, sich aber doch als wirksam erweist, nimmt eine Ausnahmestellung unter den anderen wirksamen Stoffen ein.

Wir haben allerdings keinen sicheren Grund, zu behaupten, daß der Äther als eine gesättigte, verhältnismäßig indifferente Verbindung auf die Spermazellenentlassung wirkungslos sein muß; dennoch ist die Annahme möglich, daß ein Bruchteil von Äthyläther stets in dissoziiertem Zustande sich befindet, und zwar nach der Gleichung: Äthyläther $\rightleftarrows$ Wasser + Äthylen ($C_2H_5—O—C_2H_5 = H_2O + 2\ C_2H_4$). Falls diese Annahme richtig ist, wird selbst ein wiederholt rektifizierter Äther immer noch eine geringe Menge Äthylen und Wasser beigemengt enthalten, und was die Spermazellenentlassung bewirkt, ist es nicht der Äther selbst, sondern das dem Äther stets beigemengte Äthylen.

Später wurde gefunden, daß Methyläther auch wirksam ist, aber daß Amyläther sowie Benzyläther wirkungslos sind.

Fumarsäure, Maleinsäure, Allylalkohol, Isonitrile, Äthylisonitrile, Amylisonitrile, Blausäure, Zyankalium, Zyansilber, Knallquecksilber sowie Stickstoffoxyd und Stickstoffoxydul, die alle ungesättigte Moleküle besitzen, erwiesen sich als wirkungslos. Daraus ersehen wir, daß nicht alle ungesättigte Moleküle besitzenden Verbindungen wirksam sind. Die Reaktion ist also einigermaßen als spezifisch zu betrachten.

Ob die Reizwirkungen der ungesättigten Kohlenwasserstoffe, des Kohlenoxydes sowie des Äthers, entweder durch eine und dieselbe

---

1) Schmidt, E., Ausführl. Lehrb. d. pharmaz. Chemie. Bd. II, Ab. 2, S. 1461.

Struktur oder durch verschiedene molekulare Strukturen der reagierenden Stoffe im Plasmakolloide bedingt sind, wurde noch nicht festgestellt. Außerdem ist in bezug auf diese Reizvorgänge noch manches übrig, was der Erklärung bedarf, doch muß es einstweilen dahingestellt bleiben.

Die hier mitgeteilten Ergebnisse beziehen sich vorwiegend auf die Untersuchung von Isoëtes japonica, aber die beiden anderen einheimischen Arten I. asiatica und I. echinospora wurden auch berücksichtigt. Die drei Arten stimmen in ihrem Verhalten zu wirksamen Stoffen miteinander überein.

Mit dem Äther wurden die Entlassungsexperimente auf zweierlei Weisen ausgeführt, entweder auf die Art, daß das Mikrosporen-Präparat mit Kulturwasser als hängende Tropfen dem Ätherdampfe an der Mündung einer offenen Flasche, die den Äther oder dessen gesättigte wässerige Lösung enthält, etwa 5—10 Sekunden lang ausgesetzt wird, oder daß ein Tropfen der wässerigen Lösung des Äthers direkt auf die Mikrosporen im Kulturwassertropfen auf dem Objektträger zugesetzt wird. Die letztere Methode ist der ersteren vorzuziehen, insofern als sich die Wirkungsweise der Ätherlösung unter dem Mikroskope gleich verfolgen läßt, da das Beobachtungsobjekt bereits auf dem Objekttisch eingestellt werden kann. Ich habe in der Regel die Spermazellenentlassung nicht nur mit Äther, sondern auch mit allen anderen Stoffen nach der letzteren Methode vorgenommen.

Nach Feststellung der wirksamen Stoffe zur Entlassung der Isoëtesspermazellen gehen wir weiter zur Physiologie der Entlassungsvorgänge über. Mikroskopische Beobachtungen der Vorgänge lehren, daß die Spermazellen zuerst als rundliche Körper aus den Antheridien herausgepreßt werden, erst einige Sekunden nach der Entlassung zu spiralförmigen Spermatozoiden werden und sofort herumzuschwärmen anfangen. Daraus ersehen wir, daß die Entlassung eine passive Erscheinung ist, die offenbar nichts mit der Chemotaxis zu tun hat.

Bei Äther als Narkoticum war es schon von vornherein zu erwarten, daß die Spermatozoiden durch Ätherisierung gelähmt werden. Das war in der Tat der Fall, entweder, wenn die Präparate längere Zeit dem Ätherdampf ausgesetzt, oder wenn dem Präparat einige Tropfen Äther oder gesättigte wässerige Ätherlösung hinzugefügt wurden. Die narkotisierende Wirkung des Äthers zeigt sich dadurch, daß, während die Spermazellen durch die Reizwirkung des Äthers auf die Antheridienzellen austreten, sie nunmehr ganz bewegungslos bleiben und, ohne

ausgerollt zu werden, schließlich zugrunde gehen; — sie sind also totgeboren. Diese Erscheinung deutet auch darauf hin, daß erstens die Entlassung und die Aktivisierung der Spermatozoiden zwei ganz getrennte Vorgänge sind, und daß zweitens der Äther eher auf die Spermazellen schädlich einwirkt als auf die Antheridienzellen, die bei ihrer Entlassung beteiligt sind.

Die Wirkung des Äthers und der anderen Reizmittel scheint nicht mit ihrer narkotisierenden Eigenschaft zusammenzuhängen, da Chloroform, Sulfonal sowie Chloralhydrat sich in allen Konzentrationen als wirkungslos erweisen.

Aceton, Schwefelkohlenstoff, Chloroform, Petroleumbenzin, Benzol, Äthylalkohol sowie Methylalkohol sind alle wirkungslos. Daraus folgt es, daß die Wirkung nicht an die lipoidlösende Kraft der Stoffe gebunden ist.

Es schien mir wünschenswert, die Wirkung der Narkotica auf den Vorgang der Entlassung selbst zu studieren. Äther ist hierfür kein geeigneter Stoff, da er, wenigstens dem Anschein nach, als ein Reizmittel sich erweist. Die Chloroformierung der Antheridienzellen ergab, daß die Entlassungsreaktion dadurch vollständig gehemmt wird. Die etwa eine halbe Stunde dauernde Durchlüftung stellt die Reaktionsfähigkeit wieder her, aber durch längere Chloroformierung werden die Prothallien getötet, und die Entlassung findet durch die üblichen Entlassungsmittel nicht mehr statt.

Das ist jedoch nicht der einzige Fall, wo Äther als Reizmittel, dagegen Chloroform als narkotisches Mittel wirkend beschrieben worden sind. Rothert[1]) hat nämlich gefunden, daß Äther gegen Amylobacter und termoähnliches Bacterium proschemotaktisch wirkt, während Chloroform auf dieselben Organismen narkotisierende Wirkung ausübte. Er hat dabei mit Recht betont, daß diese Reaktionsfähigkeit der Bakterien auf Äther keinen biologischen Nutzen hat, da die Bakterien keine Gelegenheit haben dürften, in der Natur auf Äther zu stoßen, und er rechnet diesen Fall als ein Beispiel des Vorhandenseins der zwecklosen Eigenschaften in der Organismenwelt. Der Fall mit Isoëtes gehört jedenfalls zu derselben Kategorie.

Zur Ermittlung der weiteren hemmenden Faktoren habe ich die Antheridienzellen mit den üblichen Chemikalien, die Plasmolyse bewirken,

1) Rothert, W., Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora 1901, Bd. 88, S. 388ff.

behandelt, und es ergab sich aus diesen Versuchen, daß die Reizreaktion hier ebenfalls stark gehindert worden war.

Ferner habe ich die Wirkung der niederen Temperatur auf diese Reizreaktion geprüft. Die Resultate haben gezeigt, daß die Reizreaktion bei einer Temperatur von einigen Grad über dem Gefrierpunkt verschwindet, die sich nach Versetzung des Präparates in ein Zimmer von 15° C innerhalb etwa 20 Minuten wieder herstellt. Man könnte vielleicht annehmen, daß bei niederen Temperaturen eine zeitweilige Zustandsänderung, z. B. eine reversible Gel-Bildung im Zellplasmakolloid eintritt, infolgedessen die Antheridienzellen unfähig werden, die Reize zu empfangen, solange diese Temperatur andauert. Es sei hinzugefügt, daß die entlassenen Spermatozoiden noch bei 2° C herumschwärmen, obschon der Entlassungsvorgang bereits bei etwa 3° sistiert ist.

Die Grenztemperatur ist in beträchtlichem Maße von dem Alter der Antheridien abhängig, so daß bei einem jüngeren Mikroprothallium, wenn auch die Spermatozoiden schon gebildet sind, die Reizreaktion schon bei 12° C, bisweilen bei höherer Temperatur, sistiert ist.

Die Reaktionszeit schwankt je nach dem Grade des Reifezustandes der Antheridienzellen. Bei vollkommen reifen Antheridien braucht man nur etwa 4—6 Sekunden, während bei einem jüngeren Antheridium es bei derselben Temperatur manchmal 50 Sekunden oder noch längerer Zeit bedarf, um die Entlassung herbeizuführen.

Jedenfalls hängt die Reaktionszeit auch von der Konzentration der Reizstoffe ab.

Was den Mechanismus der Entlassung anbetrifft, so liegt also die Annahme nahe, daß die Permeabilität der Antheridienzellen durch die Wirkung der obengenannten spezifischen Reizmittel sich plötzlich ändert und die ausgiebige Wasseraufnahme des quellungsfähigen Zellinhaltes die Sprengung der Antheridienzellwände bewirkt, wodurch die Spermatozoiden herausgestoßen werden.

In Anbetracht des hier mitgeteilten Befundes ist es sehr erwünscht, genauere Untersuchungen über den Mechanismus und Chemismus der Einzelvorgänge der Spermazellenentlassung in den Pflanzen und Tieren auszuführen.

Es fragt sich nun, ob die von mir beobachtete Entlassungserscheinung durch die Wirkung einer Anzahl der obenerwähnten spezifischen Stoffe bloß den Wert eines Laboratoriumsversuches habe oder ob dieselbe in irgendeiner Beziehung mit den Lebensvorgängen von Isoëtes in der freien

Natur stehe, mit anderen Worten, ob dieser Erscheinung eine biologische Bedeutung zukomme. Meiner Ansicht nach stellt sie eine normale Reizreaktion der Antheridienzellen dieser Pflanze dar.

In den im Anfang dieses Aufsatzes erwähnten Fällen von Bryophyten und Pteridophyten u. a. werden die Spermatozoiden in den meisten Fällen nur beim Regenfall aus den Antheridienzellen entlassen, da sie des Wassers bedürfen. Die Antheridien können hier lange Zeit bereits mit völlig entwickelten Spermazellen in vollkommen reifem Zustande sich befinden, solange als schönes Wetter dauert, d. h. solange es zur Befruchtung ungünstig ist. Nun sind die Verhältnisse anders bei Isoëtes, da sie entweder in langsam fließendem klaren Bach oder im Teich gedeiht. Die Befruchtung vollzieht sich bei den bei uns wachsenden drei Arten, soweit wie ich ersehe, auf dem Boden des Wassers nach der Auslösung der Sporen von der Mutterpflanze. Regenfall oder schönes Wetter können hier keine bedeutende Rolle bei der Spermazellenentlassung spielen.

Nun ist es eine allgemein verbreitete Erscheinung im Pflanzenreich, daß Mikrosporen oder Pollenkörner nicht sofort nach dem Reifen der Sporen aus den Sporangien heraustreten, sondern im reifen Zustande eine geeignete Zeit abwarten, sei es regnerisches oder trockenes Wetter. Letzteres ist bei den anemophilen Pflanzengruppen besonders ausgeprägt.

Isoëtes besitzt auch eine biologisch günstige Eigenschaft, indem die reifen Spermazellen in Ruhe bleiben, solange kaltes Wetter im Frühjahre noch dauert, bis wärmere Tage bei uns im April oder Mai eintreten. Dann beginnt die Zersetzung der organischen Stoffe auf dem Wasserboden des Standortes, wobei nämlich Stoffe gebildet werden, die bei der trockenen Destillation der Steinkohle gewonnen werden, wie Sumpfgas, Wasserstoff, Kohlenoxyd, Äthylen u. a. Die Entweichung der sich darunter befindlichen wirksamen Gase ist also für Isoëtes ein Kennzeichen, daß jetzt die zur Befruchtung günstigen Bedingungen gegeben sind.

Die Wirkung des Leuchtgases in der Laboratoriumsluft auf die Entwicklung der Organismen ist schon bekannt, und zwar wird sie gewöhnlich als abnormale Erscheinung angesehen. Nun liegt aber der Gedanke nahe, daß solche Wirkung, insofern als sie die im Sumpf wachsenden Pflanzen betrifft, gewiß in manchen Fällen als normal angesehen werden kann.

Eine praktische Anwendung dieses sonderbaren Befundes der Spermazellenentlassung liegt darin, daß man sich eine größere Menge

von lebendigen Spermatozoiden nach Bedarf zu beliebiger Zeit verschaffen kann, vorausgesetzt daß man die Mikroprothallienkultur vorrätig hält. Solche Kulturen können das ganze Jahr hindurch aufbewahrt werden.

Erwähnt sei noch, daß die Methode nach diesem Befunde bereits von Shibata[1]) in seiner bekannten Arbeit (1911) über die Chemotaxis von Isoëtesspermatozoiden erfolgreich angewandt wurde; auch erwies sich die nämliche Methode als ganz zweckmäßig bei einer künstlichen Befruchtung, besonders bei der Bastarderzeugung zwischen Isoëtes-Arten, wie von Takamine[2]) im hiesigen Laboratorium ausgeführt wurde. Ferner kann man die Reife der Spermazellen durch diese Methode leicht prüfen, da die völlig reifen Spermazellen unfehlbar durch dieselbe Methode entlassen werden.

Zusammenfassung.

1. Als Spermazellenentlassung auslösende Stoffe wurden gefunden: Acetylen, Äthylen, Isoamylen, Isobutylen, Kohlenoxyd, Äthyläther und Methyläther. Dagegen wurden als unwirksam nachgewiesen: Methan, Äthan, Kohlendioxyd, Äthylenbromid und Äthylenchlorid, Amyläther und Benzyläther u. a. m.

2. Außerdem zeigten sich Leuchtgas und Gummi- oder Kautschukextrakt als wirksam. Es läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß diese Wirkung den in den beiden Substanzen enthaltenen ungesättigten Kohlenwasserstoffen und dem Kohlenoxyd zuzuschreiben ist.

3. Abgesehen von Äther ist es unverkennbar, daß die wirksamen Stoffe ungesättigte und die unwirksamen gesättigte Moleküle haben.

4. Über die Art und Weise der Spermazellenentlassung liegt die Annahme nahe, daß zunächst durch die Wirkung der obengenannten spezifischen Stoffe die Permeabilität der Antheridienzellen sich plötzlich ändert, und durch rasche Wasseraufnahme und die Quellung des Inhaltes der Antheridienzellen die Spermazellen nach außen treten.

5. Diese Reaktion der Antheridienzellen wird gehemmt durch Narkotica (z. B. Chloroform), wasserausziehende Agentien, die zur Plasmolyse der pflanzlichen Zellen führen, sowie durch niedere Temperatur etwa unter 3° C.

---

1) Shibata, K., Untersuchungen über die Chemotaxis der Pteridophyten-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot. 1911, Bd. 49, S. 2; Tunmann, O., Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913, S. 532.

2) Takamine, N., Some observations in the life history of Isoëtes. Bot. Mag., Tokyo, vol. 35, S. 184—190.

6. Die Reaktionszeit hängt von der Temperatur, dem Reifezustande der Antheridienzellen und der Konzentration der Reizmittel ab.

7. Es ist anzunehmen, daß im Standort von Isoëtes, sobald es im Frühling wärmer wird, eine Zersetzung der organischen Stoffe unter Wasser bei Luftabschluß stattfindet, wobei eine Reihe der Stoffe gebildet wird, die wir beim Laboratoriumsversuch als wirksam zur Spermazellenentlassung gefunden haben.

8. Die Nutzanwendung dieses Befundes beim Studium der Spermazellenentlassung ist, daß man sich größere Mengen von lebendigen Spermatozoiden nach Bedarf zu beliebiger Zeit sofort verschaffen kann, wenn man geeignete Mikroprothallienkultur vorrätig hält; z. B. zur Prüfung der Reife der Spermazellenentwicklung, bei chemotaktischen Experimenten, bei künstlicher Befruchtung von Isoëtes usw.

Zum Schluß sei es mir gestattet, den Herren Professoren Nagayoshi Nagai, Haruo Hayashi und Keita Shibata und dem Herrn Dr. Seizo Okuno, die teils chemische Präparate, teils Untersuchungsmaterialien freundlicherweise zu meiner Verfügung gestellt haben, meinen besten Dank auszusprechen. Auch bin ich den Herren Professoren Kikunae Ikeda, Koichi Matsubara und Kinnosuke Miura für ihr stetes Entgegenkommen zu größtem Dank verbunden.

Ferner fühle ich mich meinem ehemaligen, leider früh verstorbenen Privat-Assistenten, Herrn Y. Hihara, und seinem Nachfolger, dem Herrn Hosaka, für ihre Hilfe zu Dank verpflichtet.

Mai 1924.

Botanisches Institut
der kaiserl. Universität zu Tokyo.

Die Gestaltung des Wedels von Pteris ensiformis Burm.

Von **K. Giesenhagen,** München.

Mit 9 Abbildungen im Text.

Die Tatsache, daß in verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Farne ähnliche Wedelformen wiederkehren, birgt meines Erachtens ein entwicklungsmechanisches Problem. Die Endgestalt des Wedels ist eine Funktion der während der Wedelentwicklung wirksamen inneren und äußeren Faktoren, zu denen selbstverständlich auch die erblich übertragene Qualität der Zellen gehört, aus denen das Primordium besteht. Neben dem damit durch die Vererbung bestimmten „Gestaltungstrieb", der sich in hervorragender Weise in der Form der Sporangien und zum Teil auch in der Lage und Gestalt der Sori äußert, kommt aber bei der Epigenesis des Farnwedels vielfach auch die Zell- und Gewebekorrelation und das Wechselspiel der äußeren Einflüsse zu ausschlaggebender Wirkung. Die Aufklärung dieser Zusammenhänge erscheint mir besonders auch im Hinblick auf die Farnsystematik, die innerhalb großer Gruppen lediglich auf die Wedelgestalt aufgebaut ist, als eine dankbare Aufgabe. Wir verdanken Goebel auch auf diesem Gebiet eine Reihe von wichtigen Feststellungen, die in dem die Pteridophyten behandelnden Teil seiner „Organographie der Pflanzen"[1]) zusammengefaßt und in neueren Arbeiten[2]) erweitert worden sind. Meine Untersuchungen, von denen die nachfolgende Darstellung berichtet, bewegen sich in der gleichen Richtung.

Aus der vergleichenden Betrachtung der Formgestaltung des Wedels von Pteris biaurita L. forma ludens[3]) habe ich früher die Vermutung abgeleitet, daß der Ausbau des Verzweigungssystems der Wedelspindel und die Ausbildung der Laminarsäume bei diesem Farn in gewissem Grade voneinander unabhängig seien in dem Sinne, daß die Laminarsäume nachträglich alle Glieder des Verzweigungssystems bekleiden,

---

1) Jena 1918.

2) Goebel, Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Jena 1922; Archegoniatenstudien XVI. Flora, N. F., Bd. 17, S. 91.

3) Flora 1918, N. F. Bd. 11 u. 12, S. 294.

gleichviel ob das Verzweigungssystem sich in regelmäßiger Weise entwickelt, oder ob die normalen Verzweigungen letzten Grades an den Fiedern der Wedeloberfläche teilweise oder ganz ausbleiben. Die endgültige Entscheidung der Frage, ob die beiden Entwicklungsvorgänge — Spindelverzweigung und Laminarsaumbildung — von dem Einfluß der Wachstumsfaktoren in verschiedener Weise abhängig sind, kann nur das Experiment liefern.

Als Objekt für die experimentelle Prüfung der Frage stand mir Pteris biaurita forma ludens nicht zur Verfügung, da die wenigen von mir lebend aus Ceylon nach Europa mitgebrachten Exemplare in der Kultur zugrunde gegangen sind. Die in den Gewächshäusern der botanischen Gärten in verschiedenen Varietäten kultvierte Pteris biaurita in der Normalform konnte ich gleichfalls für meine Arbeit nicht verwenden. Ihre Wedel werden über einen Meter lang. Um sie in größerer Anzahl unter steter Kontrolle zu kultivieren, reicht das kleine Gewächshaus des botanischen Instituts der technischen Hochschule nicht aus, zumal da der Kulturraum in erster Linie den Zwecken des Unterrichtes zu dienen hat. Ich habe deshalb nach einer anderen verwandten Pteris-Art gesucht, die in den mir zur Verfügung stehenden Räumen kultiviert werden kann, und in Pteris ensiformis Burm. ein vorzüglich zum Experimentieren geeignetes Objekt gefunden. Pteris ensiformis steht der Pteris biaurita sehr nahe. Die extremen Wedelformen der Pteris biaurita ludens, wie sie in den Abbildungen 7 und B der Figur 3 in meiner obenerwähnten Abhandlung zur Darstellung gebracht wurden, sind im Gesamthabitus den typischen Wedelformen der Pteris ensiformis so ähnlich, daß sie von den Farnsystematikern, wenn sie allein vorlägen, sicher zu Pteris ensiformis zugestellt werden würden. Thwaites wurde dadurch zu der Annahme veranlaßt, die forma ludens der Pteris biaurita könne ein Bastard zwischen Pteris biaurita und Pteris ensiformis sein. Pteris ensiformis ist wie Pteris biaurita eine eurytropische Art und weist inbezug auf die Verzweigung seiner Wedelfläche gleichfalls außerordentlich wechselvolle Verhältnisse auf.

Die dadurch bedingte Formenmannigfaltigkeit nötigte die Systematiker, ihre Beschreibung auf die ihnen typisch erscheinenden Wedelformen zu beschränken, wobei trotzdem alle quantitativen Angaben durch weit voneinander entfernte Grenzwerte umschrieben werden mußten. Ich kann hier darauf verzichten, eine alle Möglichkeiten umfassende Artdiagnose zu konstruieren; für mich handelt es sich nur darum, die Gestalt- und Bauverhältnisse meiner Versuchspflanze klarzustellen, um damit die Grundlage für die Deutung der experimentellen Ergebnisse

zu gewinnen. Deswegen beschränke ich meine Darstellung auf meine Versuchspflanze.

Über die exotische Heimat der von mir in Kultur genommenen Pteris ensiformis kann ich keine Auskunft geben. Meine Versuchspflanzen sind alle durch eigene Züchtung von einem einzigen Exemplar gewonnen worden, das mir mit vielen anderen Pflanzenarten im Jahre 1908 zur ersten Besiedelung eines bei dem im Entstehen begriffenen botanischen Institut der Münchener Technischen Hochschule improvisierten Gewächshauses von Goebel aus dem großen botanischen Garten in Nymphenburg als Geschenk überlassen wurde. Diese Pflanze lieferte mir das Material zu meinen ersten Sporenaussaaten, die ich vor einer Reihe von Jahren begonnen habe. Ihre Nachkommen haben sich seither in der aufeinandenfolgenden Generationen als einheitliche, reine Art erwiesen und bewährt.

Die Prüfung der uns hier interessierenden Frage, ob die Entwicklung der Verzweigung des Wedels und die Ausbildung der Laminarsäume von verschiedenen Umständen abhängig sind und ausschlaggebend beeinflußt werden, setzt voraus, daß wir die normale Formgestaltung des Wedels und den Entwicklungsgang, der unter normalen Umständen zu der Endgestalt des ausgewachsenen Wedels führt, in allen Einzelheiten kennen. Nach den Angaben der Systematiker ist Pteris ensiformis entschieden dimorph[1]). Bei meinem Farn ist das nicht der Fall. Die Form der fertilen und sterilen Wedel erscheint wohl bei dem Vergleich der erwachsenen Wedel auffällig verschieden. Die Unterschiede beziehen sich aber nur auf Gestaltungsverhältnisse, die erst durch das von besonderen Faktoren bedingte Auftreten der Sorusanlage bestimmt werden. Bis zu diesem Momente wird der gleiche Entwicklungsgang von beiderlei Wedelformen durchlaufen. Nicht selten ist die Sorusbildung nur auf einzelne Laminarsaumpartien beschränkt. Dann nimmt der übrige Wedel die Form des sterilen Blattes an. Und zwischen den ganz sterilen und ganz fertilen Wedeln finden sich gradweise sanft abgestuft alle Übergänge. Voraus zu bestimmen, ob eine Anlage einen sterilen oder fertilen Wedel liefern wird, was bei dimorphen Arten frühzeitig möglich ist, gelingt bei Pteris ensiformis nicht. Die Entscheidung darüber fällt erst in einem späteren Entwicklungsstadium.

Der ausgewachsene Wedel ist, wenn man von den Jugendblättern absieht, einfach- und in einzelnen Seitenfiedern mehrfach-fiederförmig zusammengesetzt. Die nebenstehende Fig. 1 stellt einen normalen fer-

1) Christ, Farnkräuter der Erde. Jena 1897, S. 166.

tilen Wedel von Pteris ensiformis aus meinen Kulturen in halber natürlicher Größe dar; der Raumersparnis wegen ist der Wedelstiel, der in seiner Gesamtlänge nahezu die Gesamtlänge der Laubspreite erreicht, nur im oberen Teil gezeichnet.

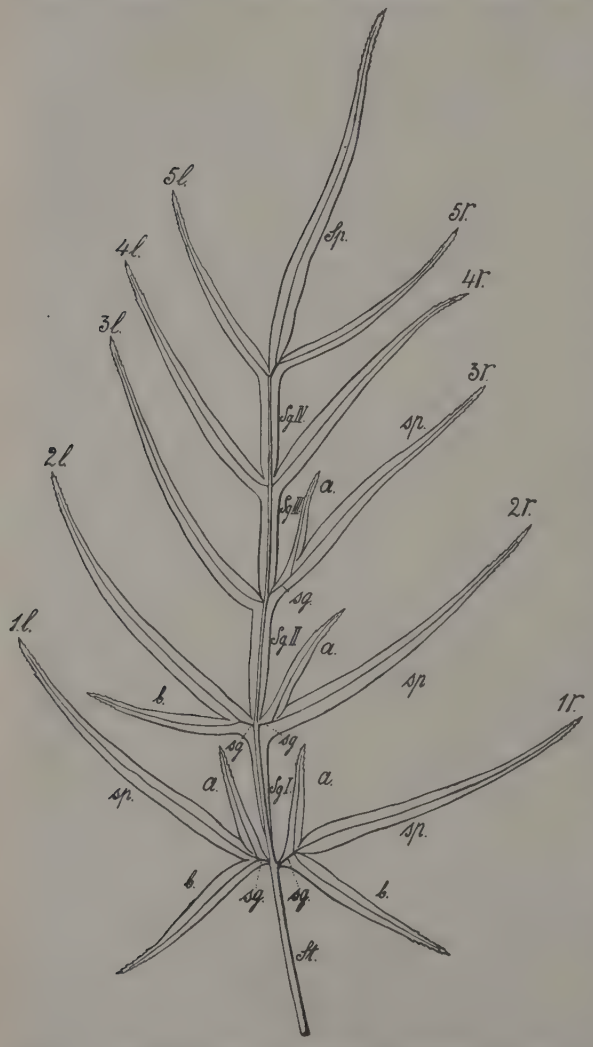


Fig. 1. Fertiler Wedel von Pteris ensiformis Burm. in halber Größe. *St.* Stiel, *Sg. (sg.)* Spindelglied, *Sp. (sp.)* Endlobus. *l* linke, *r* rechte Primärfieder; *a* akroskope, *b* basiskope Sekundärfieder.

Wenn ich den dargestellten Wedel als normal bezeichne, so soll damit nicht gesagt sein, daß er in seinen Gestaltungsverhältnissen als typisch angesehen werden kann; er hat gewisse Besonderheiten, die nicht bei der Mehrzahl der Wedel des gleichen Rhizoms auftreten. Er stammt von einer kräftigen, durchaus normalen Pflanze, die ich im Oktober 1918 zu Versuchszwecken aller entfalteten Wedel beraubte. Die 24 Wedel wurden gepreßt und aufbewahrt und mögen jetzt als Material dienen, um die Vielgestaltigkeit der Wedel eines Rhizoms von Pteris ensiformis zu demonstrieren. Ich will der Reihe nach die in der Quantität in weiten Grenzen variablen Eigenschaften der Wedel zahlenmäßig vorführen.

Der Stiel schwankt in der Länge zwischen 7 und 17 cm. Auch in der Dicke des Wedelstiels machen sich schon dem bloßen Auge ziemlich beträchtliche Differenzen bemerkbar.

Die Gesamtlänge der Spindel, d. i. des Spreitenteiles zwischen dem untersten und obersten Fiederpaar, schwankt zwischen 3 und 18 cm. Sie wird nicht durch die Zahl der Spindelglieder bedingt und steht auch nicht zu der Gesamtlänge des Wedels in einem bestimmten Verhältnis. Bei dem stark verkleinert dargestellten Wedel 1 der Fig. 2 auf S. 135 ist die eingliedrige Spindel ebenso lang als die dreigliedrige Spindel des viel kleineren, im gleichen Größenmaßstab abgebildeten Wedels 2. In der Regel aber sind die Spindeln um so länger, je mehr Fiederpaare sie tragen. Von den einzelnen Gliedern einer Spindel hat gewöhnlich das unterste (I) die größte Länge. Sie variiert zwischen weniger als 10 und 50 mm. Die folgenden Glieder (II, III . . .) werden nach oben hin allmählich kleiner. Das Tempo der schrittweisen Größenabnahme unterliegt wieder bei den einzelnen Wedeln großen Schwankungen. Bisweilen ist das oberste Glied nur wenige Millimeter kürzer als I, bisweilen beträgt seine Länge weniger als ein Drittel des untersten Gliedes. Der Fall, daß ein oberes Spindelglied länger wird als ein vorhergehendes, findet sich gelegentlich bei dem zweiten Gliede, ist aber sonst eine seltene Ausnahme.

Die Länge des ausgewachsenen Spitzenlappens (*Sp*) wechselt zwischen 5 und 25 cm. Auch bei reich verzweigten Wedeln mit 4—6 Spindelgliedern übertrifft der Endlappen bisweilen die Gesamtlänge des mit Fiedern besetzten Wedelabschnittes.

Die Primärfiedern stehen sich in der Mehrzahl der Fälle ziemlich genau gegenüber. Verschiebungen, wie sie bei den obersten Segmenten in Fig. 2^3 des stark verkleinert abgebildeten Wedels auftreten, gehören zu den Ausnahmen. Dagegen findet sich häufiger der Fall, daß die oberste Fieder unterhalb des Spitzenlappens kein Gegenüber hat, daß also der Spitzenlappen in der einen Wedelhälfte direkt in den Laminarsaum des obersten Spindelabschnittes übergeht. Wo die Verschiebung stärker auftritt, betrifft sie meist in zunehmenden Maße nur die oberen Fiederpaare. Nur bei einem Wedel finde ich schon die Basalfiedern so stark gegeneinander verschoben und die Verschiebung in dem Maße nach oben gesteigert, daß schließlich die 7. Fieder links mit der 6. rechts, nahezu auf gleicher Höhe stehend, ein Paar bildet.

Die Zahl der Primärfiedern in einer Wedelhälfte wechselt, von der Jugendblattform abgesehen, zwischen 2 und 7.

Die Verzweigung der Primärfiedern ist gewöhnlich auf die unteren Fiederpaare beschränkt. Die Fiedern des untersten Paares tragen immer wenigstens eine basiskope Seitenfieder, bisweilen 2 oder 3, und in diesem Falle können auch an den Sekundärfiedern noch eine oder selbst mehrere Tertiärfiedern auftreten. Neben den basiskopen Sekundärfiedern finden sich häufig an den Basalfiedern eine oder seltener 2—3 akroskope Verzweigungslappen. Auch an den Fiedern des 2. Paares finden sich ziemlich häufig noch eine, seltener zwei basiskope oder akroskope Sekundärfiedern oder, wie bei dem in Fig. 2^3 abgebildeten Wedel, beides nebeneinander. Die höher stehenden Fiedern sind meistens unverzweigt, oder sie tragen nur ein basiskopes oder akroskopes Sekundärfiederchen.

Die beiden Wedelhälften sind dabei keineswegs immer symmetrisch verzweigt. So trägt z. B. in dem Wedel der Fig. 1 die linke Fieder des 2. Paares ein basiskopes, die rechte ein akroskopes Fiederchen; die linke Fieder des 3. Paares ist unverzweigt, die rechte trägt ein Fiederchen.

Gewöhnlich nimmt der Grad der Verzweigung nach oben hin schrittweise ab. Nur ganz ausnahmsweise reicht die Bildung von Sekundärfiedern über das 3. Fiederpaar aufwärts. Wenn einmal in einer Wedelhälfte eine unverzweigte Fieder gebildet worden ist, so bleiben auch die folgenden Fiedern der gleichen Wedelhälfte unverzweigt. Doch finde ich auch von diesem typischen Verhalten eine Ausnahme. Ein Wedel, bei dem das 3. und 4. Fiederpaar bereits unverzweigt geblieben sind, trägt an der linken 5. Fieder eine wohlentwickelte 1 cm lange akroskope Sekundärfieder.

Die Länge der Primärfiedern nimmt in der Regel schrittweise von unten nach oben ab, bisweilen sind die weniger verzweigten Fiedern des 2. Paares ebenso lang oder selbst etwas länger als die reicher verzweigten des 1. Paares. Die Längenunterschiede bei den einander entsprechenden Primärfiedern verschiedener Wedel sind bei der gleichen Pflanze beträchtlich; die untersten können 16 cm lang werden, können aber auch unter 8 cm bleiben. Die obersten Primärfiedern reich verzweigter Wedel kommen manchmal nicht über 4 oder 5 cm hinaus, sie können besonders bei wenig gegliederten Wedeln, aber auch bei solchen mit vier Fiederpaaren über 16 cm lang werden. Ähnliches gilt für die Sekundärfiedern. Die längste unter ihnen ist in der Regel die basiskope Sekundärfieder an den Fiedern des 1. Paares, die über 10 cm lang werden kann, bisweilen aber auch an stattlichen Wedeln nur 3 oder 4 cm erreicht. Die seltenen Tertiärfiedern sind immer nur kurz, bisweilen nur öhrchenartige Auswüchse des Laminarsaums der sie tragenden Sekundärfiedern.

Die Laminarsäume variieren in ihrer Ausbreitung über das Verzweigungsgerüst der Wedelspreite nur wenig. Die Wedelspitze oberhalb der letzten Seitenfiedern, die unverzweigten Fiedern und die Spitzenlappen der verzweigten Fiedern oberhalb der Sekundärfiedern sind immer von der Basis bis zur Spitze zu beiden Seiten ihres Mittelnerven mit Laminarsäumen besetzt. An den Gliedern der Spreitenspindel und ebenso an der Spindel der verzweigten Fiedern unterhalb des Endlappens sind die Laminarsäume in ähnlicher Weise ausgebildet. In den gegen die Spitze offenen Winkeln oberhalb der seitlichen Verzweigungsglieder ist jeweils der Laminarsaum tief eingeschnitten oder ausgebuchtet, am Basalrande der Fiedern geht er ohne Unterbrechung herablaufend auf das Spindelglied über. An Glied I öfters und manchmal auch an Glied II der Hauptspindel zieht der Saum nicht ganz bis zur Ansatzstelle des nächst unteren Fiederpaares herab, er verschmälert sich und hört vor der Insertion des unteren Fiederpaares auf. Der Stiel ist immer ganz ohne Laminarsaum.

Die Breite des Laminarsaumes, von dem Mittelnerv bis zum Rand gemessen, beträgt im Maximum gegen 4 mm, der Wedelabschnitt ist also in diesem Fall 8 mm breit. Gewöhnlich ist aber die Breite der Fiedern und der Spindelglieder, an der breitesten Stelle gemessen, geringer; sie geht nicht selten am ausgewachsenen fertilen Wedelabschnitt auf 3 mm oder selbst auf $2^1/_2$ mm oder noch weniger zurück. Die breiteste Stelle liegt bei den unverzweigten Endlappen der Wedelspitze und der Fiedern im unteren Drittel. Von da an verschmälern sich die Endlappen ganz allmählich gegen den meist lang ausgezogenen Gipfel hin.

Die Sorusstreifen längs des Randes gehen nicht völlig bis zum Gipfel der Endlappen; ein oberster Abschnitt von einem bis mehreren Zentimetern bleibt steril und zeigt am Rande die feinen scharfen Sägezähne, die den Rand aller sterilen Laubsäume auszeichnen.

Die Breite des nach unten umgeschlagenen Indusiums ist von der Breite des Laminarsaumes unabhängig und immer ziemlich die gleiche. Bei sehr schmalen Laubabschnitten reichen die Ränder der Indusion bis zur Mittelrippe.

Der Gesamteindruck, den die vergleichende Betrachtung der Form- und Größenverhältnisse bei den zwei Dutzend am gleichen Rhizom erwachsenen Wedeln hervorruft, ist wohl der, daß bei unserer Pflanze von Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Gliedern des Wedels nur in sehr beschränktem Maße die Rede sein kann. Jeder Wedelteil schlägt seinen eigenen Entwicklungsgang ein, unabhängig von seinen Nachbarn. Wenn dabei ähnliche Formen zum Vorschein kommen, so beruht das nicht darauf, daß die Gestaltung etwa durch die Vererbung fixiert ist, sondern darauf, daß die inneren und äußeren Entwicklungsbedingungen für die benachbarten Glieder annähernd die gleichen waren. Nicht um die Evolution einer in der Organisation der Zellen vorbereiteten spezifischen Gestalt handelt es sich, sondern um Epigenesis eines Endzustandes, dessen formale Einzelheiten quantitativer Natur eine Funktion der den Entwicklungsgang beeinflussenden Faktoren sind. Ererbt ist nur die Fähigkeit der organischen Anlage, d. i. der embryonalen Zellen, in einer bestimmten Weise auf die Außenfaktoren zu reagieren. Unter Außenfaktoren sollen dabei nicht bloß die Verhältnisse der Umwelt des sich entwickelnden Pflanzenkörpers verstanden sein, vielmehr sollen dabei auch die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Zellen und Gewebegruppen im Pflanzenkörper mit einbegriffen sein [1]). Gerade in ihnen liegt meines Erachtens der Schlüssel für das Verständnis der Entwicklungsmechanik. Ich habe auf sie bei meinen Versuchen mit Pteris ensiformis besonders meine Aufmerksamkeit gerichtet und hoffe, in nicht zu langer Zeit über meine Ergebnisse ausführlich berichten zu können. Für die Entscheidung der Frage, die uns hier beschäftigt, sollen diese tieferen Probleme zunächst unberührt bleiben; ihre Darlegung würde mehr Raum und einen größeren Aufwand an Abbildungen erfordern, als mir hier zur Verfügung steht.

Wir nehmen an, daß es in der Wedelanlage von Pteris ensiformis gewisse Zellkomplexe gibt, die zur Anlage von seitlichen Verzweigungsgliedern befähigt sind, und daß an bestimmten Stellen des Verzweigungs-

1) Küster (Biol. Zentralbl. 1923, Bd. 43, S. 304) hat einen Teil der hier berührten Kausalitäten im Entwicklungsgeschehen in dem Satz formuliert: „Zellen bestimmter Art entwickeln sich verschieden, je nach der Qualität der ihnen anliegenden und auf sie wirkenden Nachbarinnen." Er bezeichnet diesen Zusammenhang als Gewebekorrelation. Mir erscheint die Bezeichnung Zellenkorrelation angemessener, unter Gewebekorrelation verstehe ich einen anderen Komplex innerer Zusammenhänge.

gerüstes Zellkomplexe eingebaut sind, die befähigt sind, zu Assimilationsflächen zu werden. Festzustellen ist, ob die Entwicklungsmöglichkeiten dieser Meristemkomplexe von den gleichen äußeren Faktoren abhängen oder nicht, ob mit der Anlage eines Seitenastes des Verzweigungssystems die Entwicklung der Laminarsäume zwangsläufig verbunden ist oder nicht, ob die Wachstumsenergie des Verzweigungsgliedes und die Wachstumsenergie der von ihm entwickelten Laminarsäume parallel geht oder nicht. Das war der Ausgangspunkt, den ich aus dem Ergebnis meiner Untersuchung über die Wedelform bei Pteris biaurita f. ludens abgeleitet habe.

Wenn wir uns zunächst aus der Vergleichung der ausgewachsenen Wedel die Momente heraussuchen, welche für oder wider die Annahme sprechen, daß Verzweigung und Saumentwicklung von den gleichen äußeren Umständen abhängig sind, so zeigt sich auffällig, daß in normalen Fällen wohl die Säume alle Verzweigungsglieder von der Basis bis zur Spitze bekleiden, also auch an allen Gliedern der Spindel auftreten können. Aber schon der Umstand, daß das unterste Spindelglied, an dem doch offenbar das saumbildende Meristem auch vorhanden sein muß, manchmal unbekleidet bleibt, gibt dem Gedanken Raum, daß hier die Saumentwicklung unterdrückt wird durch Verhältnisse, die den Entwicklungsgang des Spindelgliedes nicht beeinflussen. Noch mehr wird dieser Eindruck verstärkt durch die Beobachtung, daß der Laminarsaum in sehr verschiedener Breite ausgebildet wird, gleichviel ob ein in seiner Verzweigung und Gesamtgröße wohlentwickelter Wedel vorliegt oder nicht. Hier mag die Fig. 2 die tatsächlichen Verhältnisse illustrieren. Sie stellt drei fertile Wedel in gleichem Maßstab verkleinert dar. 1 und 3 stammen von dem gleichen Rhizom, 2 von einer Schwesterpflanze. Dieser letztere Wedel ist noch nicht ganz ausgewachsen, worauf die abweichende Gestalt der Fiederspitzen beruht. Alle ausgewachsenen Laminarteile sind aber am Rande unterseits mit dem Indusium bekleidet und tragen Sporangienanlagen. Der Wedel 1 trägt nur zwei Fiederpaare, die Spindel ist eingliedrig; bei 2 und 3 ist dagegen die Spindel drei- bzw. viergliedrig. In den Abbildungen 1a, 2a, 3a der Figur sind entsprechende Stücke aus dem unteren Drittel des Spitzenlappens der Wedel 1, 2 und 3 in natürlicher Größe dargestellt. Es ergibt sich, daß der ärmste Wedel die breitesten Laminarsäume bildet, daß auch zwischen den annähernd gleich reichlich verzweigten Wedeln 2 und 3 noch sehr beträchtliche Differenzen vorhanden sind. Um möglichst genaue vergleichbare Zahlen zu bekommen, habe ich hier wie in weiteren ähnlichen Fällen die zu vergleichenden

Laminarabschnitte bei 32facher Vergrößerung bei gleichbleibender Einstellung des Mikroskopes und des Zeichenapparates gezeichnet und daraus die Dimension berechnet. Die gefundenen Breiten für die Wedelabschnitte der Figur betrugen 8; 5,7; 2,4 mm. Die Gegenüberstellung

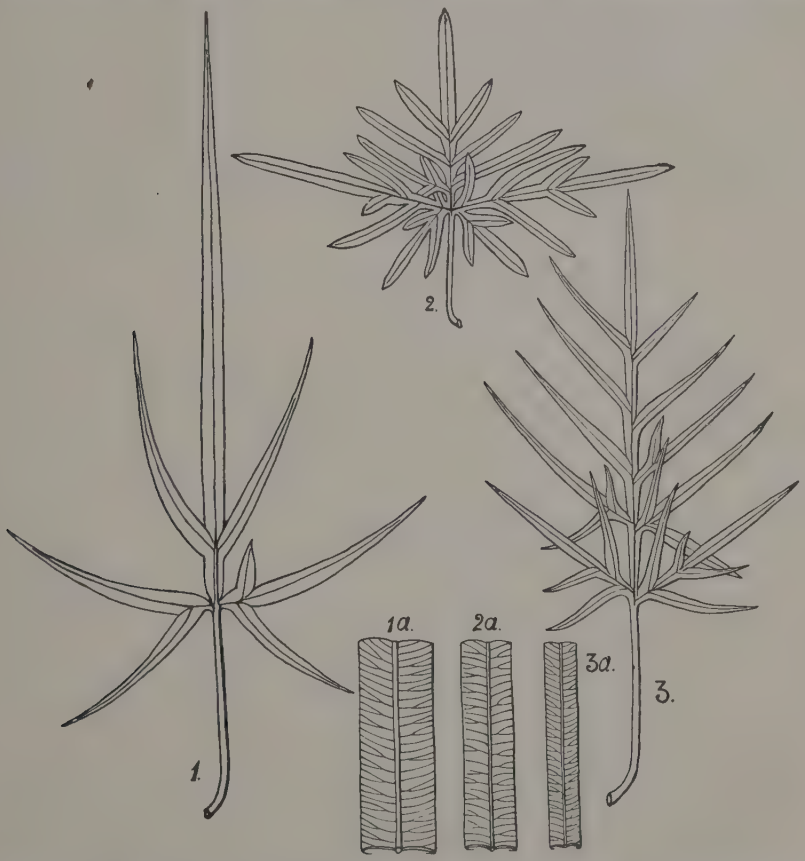


Fig. 2. Drei Wedel (1, 2, 3) von Pteris ensiformis verkleinert. 1a, 2a, 3a gleichlange Abschnitte aus dem unteren Drittel des Spitzenlobus der drei Wedel in natürlicher Größe.

der Wedel 1 und 3 der Figur könnte den Anschein erwecken, als ob die Breite des Laminarsaumes zu dem Maß der Verzweigung im umgekehrten Verhältnis steht, und als ob die Laminarsäume um so breiter ausfallen, je länger das Wedelglied ist, an dem sie stehen. Beides trifft nicht zu. Laminarbreiten über 5 mm kommen auch bei reich verzweigten Wedeln vor. Die beiden längsten Wedel in der von einem Rhizom

stammenden Serie, welche ich für die vergleichende Betrachtung der Formverhältnisse zugrunde gelegt habe, sind beide ganz ausgewachsen und mit reifen Sporangien besetzt. Ihre Verzweigung ist ungefähr gleich reichlich, sie haben beide sechs Fiederpaare. Trotzdem erscheinen diese beiden Wedel in ihrem Gesamthabitus dem bloßen Auge auffällig verschieden, weil bei dem einen die Laminarsäume durchschnittlich um etwa $^1/_2$ mm breiter sind als bei dem anderen. Daß aber auch die Längenausdehnung, welche das einzelne Wedelglied gewinnt, nicht zu der Breite der Laminarsäume in gesetzmäßiger Beziehung steht, geht schon aus dem Umstand hervor, daß in der Regel an allen Abschnitten eines

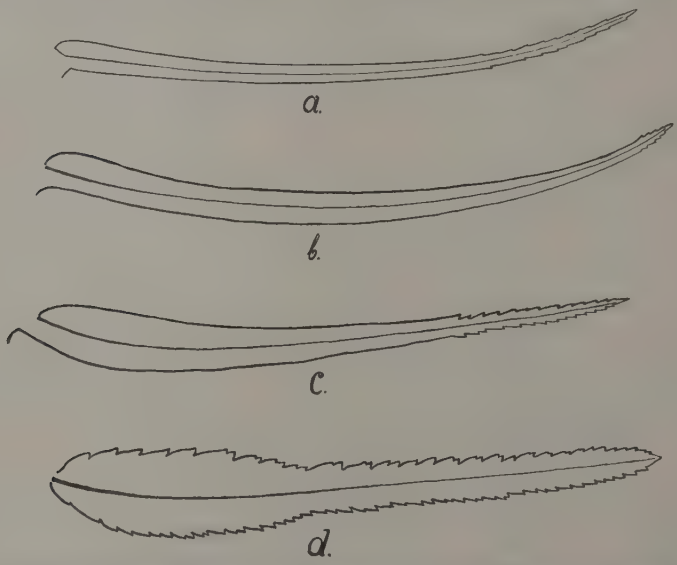


Fig. 3. Vier gleichlange Fiedern mit verschiedener Entwicklung der Laminarsäume.

Wedels, längeren und kürzeren, annähernd die gleiche Maximalbreite angetroffen wird. Noch schlagender läßt sich das Fehlen einer gesetzmäßigen Beziehung zwischen Länge und Breite der Wedelglieder nachweisen, wenn man gleichlange Segmente verschiedener Wedel miteinander in Vergleich setzt. In Fig. 3 sind in a, b und c drei annähernd gleichlange fertile Wedelglieder nebeneinander gestellt. Ihre Durchmesser an der breitesten Stelle betragen 1,25; 2,9 und 5,3 mm; c ist im Maximum mehr als viermal so breit als das gleich lange im gleichen Zustande des Ausgewachsenseins stehende a. Die Abbildung d, die einen sterilen Wedelabschnitt von einer zur Zeit noch lebenden experimentell beeinflußten Pflanze darstellt, zeigt zum Überfluß noch, daß die Breite des

Laminarsaumes an dem gleichen Spreitenglied, die normalerweise gegen die Spitze hin allmählich abnimmt, unter besonderen Umständen sich sprunghaft verringern kann. Die gemessene Breite beträgt im basalen Drittel 9 mm, im verschmäleren Teil 6 mm. Der Versuch, durch äußere Einflüsse die Breite der Laminarsäume gegen die Spitze hin sprunghaft zu verbreitern, ist mir bisher noch nicht in befriedigender Weise gelungen.

Endlich mag auch der Umstand, daß die Indusien immer annähernd die gleiche Breite zeigen, gleichviel wie lang und wie breit der sie tragende Laubabschnitt ist, als ein Anzeichen dafür angeführt werden, daß die einzelnen Gewebe des Wedels unabhängig voneinander in besonderer Art auf die Außenfaktoren reagieren.

So ist also das Ergebnis der vergleichenden Betrachtung hier das gleiche wie in meinen Untersuchungen über Pteris biaurita ludens. Die Verzweigung der Spreite und die Ausbildung der Laminarsäume müssen von verschiedenen Bedingungen beeinflußt sein. Insofern können wir hier eine Erweiterung der dort gewonnenen Anschauung erblicken, als sich ergeben hat, daß bei Pteris ensiformis auch das Ausmaß der Länge, welche das einzelne Verzweigungsglied erreicht, unabhängig ist von dem Grade der Verzweigung, daß wir also nicht zwei, sondern mindestens drei Entwicklungsschritte im Werdegang des Wedels unterscheiden müssen, die nach dem Ergebnis der vergleichenden Betrachtung voneinander unabhängig von den Außenfaktoren beeinflußt werden: Die Anlage der Verzweigungsglieder, das Längenwachstum und die innere Ausbildung der Verzweigungsglieder und die Entstehung und innere Ausbildung der Laminarsäume.

Wir können das Ergebnis auch in folgender Form ausdrücken: Der Verzweigungsvorgang läßt die Anlagen für die Gliederung des Wedels entstehen, das sind die Anlagen des Stiels, der Glieder der Spreite, des Spitzenlappens und der Fiedern aller Ordnungen. Durch den Verzweigungsvorgang wird lediglich die Zahl und die gegenseitige räumliche Beziehung der Wedelglieder bestimmt. Was aus ihnen wird, insbesondere welche Länge und Breite und innere Ausbildung sie erreichen, hängt wesentlich mit von solchen äußeren Faktoren ab, die für den Verzweigungsvorgang nicht die gleiche Bedeutung haben. Das Längenwachstum der Wedelglieder schafft die Zellkomplexe, aus denen die Laminarsäume hervorgehen, ihre Verteilung über das Verzweigungsgerüst wird durch dieses Längenwachstum bestimmt. Was aus ihnen wird, insbesondere die Breite und innere Ausbildung der Laubsäume hängt wiederum für sich von der Konstellation der äußeren Umstände

ab. Im normalen Entwicklungsgeschehen wirken die in der Umwelt des wachsenden Farnwedels gegebenen Faktoren zugleich sowohl auf das Längenwachstum der Wedelglieder als auch auf die Laminarsaumentwicklung ein. Es fragt sich, ob im Experiment Bedingungen geschaffen werden können, welche beweisen, daß die Einwirkungen der äußeren Faktoren für die beiden Entwicklungsvorgänge, Längenwachstum der Spreitenglieder und Flächenentwicklung der Laminarsäume, unabhängig voneinander wirksam werden.

Um zu prüfen, wann und wo die experimentelle Beeinflussung der Entwicklungsvorgänge durch den Wechsel der äußeren Faktoren einsetzen kann, müssen wir zunächst den zeitlichen Ablauf der Entwicklungsvorgänge an der Wedelanlage kennen lernen, wie sie sich an einem kräftigen Rhizom der Versuchspflanze bei guter Ernährung, genügender Boden- und Luftfeuchtigkeit und angemessener Temperatur und Beleuchtung abspielen.

Die Entwicklung des Farnwedels im allgemeinen darf ich als bekannt voraussetzen. Pteris ensiformis gehört zu den Arten, bei denen während des ganzen Entwicklungsablaufes das Scheitelwachstum an der Wedelspitze und den seitlichen Gliedern erhalten bleibt. Das Randwachstum ist auf die Laminarsäume beschränkt. Die mit dem Scheitelwachstum verknüpfte Anlage von seitlichen Vegetationspunkten, die bei manchen Farnwedeln bis zum Ende der ganzen Entwicklungsperiode fortdauert oder doch erst kurz vorher ihren Abschluß findet, ist aber bei unserer Pflanze auf einen verhältnismäßig kurzen Zeitabschnitt beschränkt, der lange vor dem Beginn des Randwachstums liegt. Wenn sich die junge Wedelanlage eben mit einem kaum zentimeterlangen Stiel über das Rhizom emporhebt, ist der Spreitenteil bereits mit den Anlagen aller am erwachsenen Wedel wahrnehmbar werdenden Glieder ausgestattet, neue Seitenglieder werden von da ab normalerweise nicht mehr gebildet. Man kann also von den Wedelanlagen schon in diesem Jugendstadium mit der Lupe die Verzweigungsformel ablesen, die für den erwachsenen Wedel Geltung haben wird.

Da die Verzweigung in der jungen Wedelanlage schon so frühzeitig erfolgt, bevor noch ein direkter Einfluß äußerer Faktoren wirksam werden kann, so darf wohl gefolgert werden, daß die mehr oder minder reichliche Ausbildung seitlicher Anlagen im wesentlichen von dem Entwicklungszustand des Rhizoms, seiner Ernährung und Wasserversorgung abhängig ist. — Den experimentellen Nachweis dafür behalte ich mir für meine spätere Veröffentlichung vor. — Nachdem die Anlage der Verzweigungsglieder in der jugendlichen Spreite ihren Abschluß er-

reicht hat, ist der im Wachstum begriffene Stiel des Wedels an seinem oberen Ende schwanenhalsartig übergebogen, so daß die Spreitenanlage mit der Spitze nach abwärts gewendet ist. Die Spitzen der jungen Spreitenglieder, d. i. der Seitenfiedern und des Endlobus, sind nicht eingerollt, sondern gerade gestreckt. Sie verharren in ihrem Zustand während des Längenwachstums des Wedelstieles, das sich über einen längeren Zeitraum, bei ungünstigen Verhältnissen bis zu einigen Wochen erstrecken kann.

Der Zuwachs des Stieles geht in der Weise vor sich, daß in dem übergekrümmten, oberen Teil noch lange Zeit hindurch, nach oben fortschreitend, reichliche Zellvermehrung stattfindet. Wenn die Streckung der dadurch entstandenen Gewebepartie sich ihrem Abschluß nähert, findet die Geradestreckung dieses Stielabschnittes statt. Der oberhalb der jeweiligen Streckungszone gelegene meristematische Stielabschnitt behält aber die Krümmung und führt sie weiter, so daß die Spreitenanlage immer in ihrer Inversstellung verharrt. Da die Spreite nicht an dem Zuwachs beteiligt ist, kann man von einem interkalaren Wachstum des jungen Wedels sprechen, das von dem unterhalb der Spreitenanlage gelegenen meristematischen Stielgewebe ausgeht.

Wenn schließlich das Stielmeristem seine zellbildende Tätigkeit einstellt, der Stiel sich dem Zustande des Ausgewachsenseins nähert, wird die Krümmung an seinem oberen Ende in wenigen Tagen vollständig ausgeglichen; d. h. der Stiel streckt sich gerade und die Spitze der Spreitenanlage wird dadurch passiv aufrecht, d. i. mit der Spitze nach oben gestellt. Das Längenwachstum des Stiels ist dann noch nicht beendet, die Streckung der bereits angelegten Zellen läßt die Zuwachsgröße zunächst noch einige Tage ziemlich gleichbleiben, bis sie in einigen weiteren Tagen schnell abnehmend auf 0 herabsinkt. Die innere Ausbildung, die Verstärkung der Oberflächengewebe, die Größe und Lockerung der Parenchymzellen, die Ausreifung der Gefäße in dem Leitbündel folgt der Streckung gleichmäßig von unten nach oben fortschreitend.

Erst während der Geradestreckung des oberen Stielabschnittes setzt in der Spreitenanlage das Längenwachstum ein. Es schreitet durch die Spindel in der Weise fort, daß die Zone intensivsten Längenwachstums zunächst für einige Tage in dem Spindelabschnitt I liegt, dann auf II und sukzessive auf die folgenden Glieder übergeht. Mit dem Fortschreiten des Längenwachstums über eine Fiederinsertion hinaus auf das nächste Spindelglied tritt bei verzweigten Fiedern auch ein

allerdings nur kurz dauerndes Längenwachstum des unterhalb der Ansatzstelle der Sekundärfieder gelegenen Internodiums ein.

Das Längenwachstum der unverzweigten Endabschnitte sowohl an der Spitze des Wedels als auch an den Fiedern aller Ordnungen folgt in seinem zeitlichen Ablauf eigenen Gesetzen. Es setzt erst ein, wenn das darunterliegende Verzweigungsglied in Streckung eingetreten ist. Der Zuwachs erfolgt hier ausschließlich von dem an der Spitze liegenden Vegetationspunkt aus. Das neugebildete Gewebe tritt unmittelbar in die Streckung ein, die in verhältnismäßig kurzer Zeit zum Abschluß kommt, während immer neuer Zuwachs an der Spitze den gleichen Entwicklungsgang einschlägt. Dieses Spitzenwachstum der Laublappen kann sich über viele Wochen erstrecken und klingt gewöhnlich ganz allmählich aus.

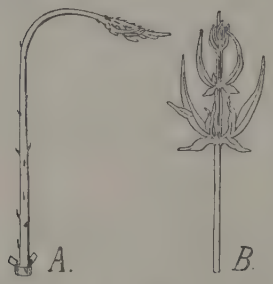


Fig. 4. A u. B junge Wedel von Pteris ensiformis in natürl. Größe.

Um den Ablauf des Längenwachstums in den einzelnen Teilen des Wedels zahlenmäßig verfolgen zu können, habe ich Messungen an jungen Wedeln in verschiedenen Phasen ihres Wachstums vorgenommen. Dabei wurden die Maße der jungen Wedelteile in gleichen Zeitabschnitten mit dem Stechzirkel abgenommen und die gemessenen Größen an einem Millimetermaßstab bestimmt. Zuerst habe ich tägliche Messungen ausgeführt, indem ich die Zirkelspitzen sehr genau auf die Festpunkte am Wedel einstellte und einen Maßstab mit Nonius verwendete. Ich mußte mich aber bald überzeugen, daß dabei die Wedelanlagen Schaden nahmen, einmal weil die unvermeidliche Berührung der Zirkelspitzen bisweilen Störungen in der normalen Gewebebildung verursachte, und ferner besonders, weil für die Pflanzen, die unter Glasglocken gezogen wurden, der Aufenthalt in relativ trockener Luft während der jedesmaligen ziemlich lange dauernden Prozedur der Messung nicht ohne Nachteil war. Deshalb habe ich schließlich auf absolute Genauigkeit, für welche das direkte Anlegen der Zirkelspitzen an die Fixpunkte unerläßlich war, verzichtet und mich mit Messungen in dreitägigen Zwischenräumen begnügt. Das so gewonnene Ergebnis ließ noch mit hinreichender Sicherheit die oben beschriebene Gesetzmäßigkeit des Vorganges erkennen. Um den Ablauf der Wachstumsvorgänge in den kritischen Perioden der Wedelentwicklung zu demonstrieren, will ich hier zwei Tabellen wiedergeben, die ich aus meinen Versuchs-

protokollen vom Frühling 1913 ausgewählt habe. Die Bruchteile der Millimeter sind schätzungsweise bestimmt.

Der Entwicklungszustand der beiden Wedel A und B zu Beginn der Messung ist in Fig. 4 in natürlicher Größe dargestellt. Bei A war der Stiel eben in der Aufrichtung begriffen. Die Spreitenanlage hatte sich in den vorhergehenden Tagen, während der Stiel von 1 cm auf 3 cm herauswuchs, nicht verändert. Mit der beginnenden Aufrichtung setzte langsam das Wachstum der Spreitenanlage ein. 6 Tage nach dem in Fig. 4 A dargestellten Stadium war die Geradestreckung des Stiels vollendet. Von da ab steigerte sich die Zuwachsgröße der Spreite beträchtlich, während die Zuwachsgröße des Stiels zunächst noch infolge der Streckung des zuletzt entstandenen Stielgewebes in gleichem Tempo weiterging, um später zu erlöschen. Die Zahlen der Tabelle lassen erkennen, daß das Spreitenwachstum mit der Aufrichtung beginnt.

A.

	Tag der Messung					
	24. IV.	27. IV.	30. IV.	3. V.	6. V.	9. V.
Gestalt des Stiels .	gekrümmt		gerade			
Länge des Stiels .	34	39	45	51	56	60
Zuwachsgröße . .		5	6	6	5	4
Länge der Spreite	7,5	8	9	10,5	14	18
Zuwachsgröße . .		0,5	1	1,5	2,5	4

Bei dem Wedel B (Fig. 4) waren zu Beginn der Messung bereits die Spindelglieder I und II im Wachstum. I hatte sein stärkstes Wachstum bereits überschritten. Die Glieder III, IV und V waren noch nicht in das Längenwachstum eingetreten. Wie die Tabelle zeigt, war auch die Streckung des Stiels noch nicht ganz beendet. Die Zahlen lassen ferner ersehen, wie die Zone stärksten Wachstums schrittweise von einem Glied der Spindel zum nächstfolgenden fortschreitet.

Zu Beginn der Messung am 21. IV. hatte der Stiel eine Länge von 88 mm, er ist in der Fig. 4 B der Raumersparnis wegen verkürzt

B.

	Tag										
	24.IV.	27.IV.	30.IV.	3. V.	6. V.	9. V.	12.V.	15.V.	18.V.	21.V.	24.V.
Stiel	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Glied I	5	4,5	1	—	—	—	—	—	—	—	—
„ II	5,5	5	3,5	0,5	—	—	—	—	—	—	—
„ III	—	3	5	2,5	0,3	0,2	—	—	—	—	—
„ IV	—	—	2	3	4,5	1	0,5	—	—	—	—
„ V	—	—	—	1	3	2,5	0,5	1	—	—	—
Spitze	—	—	—	—	3	3,5	2	4	4	5	4

gezeichnet. Die bereits ins Wachstum eingetretenen Spindelglieder I und II maßen 8 bzw. 4,5 mm. Der gesamte obere Wedelteil mit den Anlagen von III, IV, V und Spitze war nur 4,5 mm lang. In der Tabelle sind nur die Zuwachsgrößen angegeben.

Das Wachstum des Spitzenlobus wurde noch mehrere Wochen über den in der Tabelle dargestellten Zeitraum hinaus verfolgt; es blieb mit geringen Schwankungen gleichmäßig und war bei dem Abbruch der Messung noch nicht abgeschlossen. Ein gleiches Verhalten wurde bei allen unverzweigten Fiedern und bei den unverzweigten Endabschnitten der verzweigten Fiedern beobachtet. So zeigt also die Betrachtung des normalen Entwicklungsganges, daß bei dem Längenwachstum der Verzweigungsglieder des Wedels wieder zwei voneinander unabhängige Entwicklungsprozesse zu unterscheiden sind, das interkalare Längenwachstum des Stiels und der Spindelglieder und das Spitzenwachstum der unverzweigten Endloben.

Fig. 5. Zwei junge Wedel von Pteris ensiformis in natürlicher Größe. Siehe Text.

Mit dem Längenwachstum jedes Endlappens setzt auch die Ausbildung seiner Laminarsäume ein. Das Tempo, in dem die beiden Wachstumsvorgänge verlaufen, kann aber verschieden sein und ändert sich auch im Ablauf der normalen Entwicklung an dem Wedelglied. Wenn das Spitzenwachstum schneller fortschreitet als die Verbreiterung der Laminarsäume, so erscheint die Laubfläche schmal keilförmig in eine lange schmale Spitze ausgezogen. Wenn dagegen das Spitzenwachstum verzögert ist, während die Bildung der Laminarsäume gleichmäßig fortschreitet, so ist die Spitze der Laubflächen verbreitert, kurz zugespitzt. In Fig. 5 sind zwei junge, noch im Wachstum stehende Wedel dargestellt, die aus einer unter dem gleichen Glassturz gehaltenen, aus gleichaltrigen Keimpflanzen erzogenen Kultur von Pteris ensiformis entnommen wurden. Beide sind auch nahezu im gleichen Grade ver-

zweigt. Daß sie trotzdem nicht gleiche Gestalt aufweisen, beruht auf inneren Ursachen, die in diesem sich oft wiederholenden Falle nicht schwer aufzudecken sind. Es sind dieselben Ursachen, die den Wedel b gegenüber dem Wedel a instand setzen, an den bis zu einem gewissen Grade entwickelten Säumen aus den Hydathoden der Blattfläche längere Zeit reichlich Wassertropfen auszuscheiden, das Längenwachstum der Laublappen viel länger und weiter fortzuführen und insgesamt eine vielmal größere Assimilationsfläche hervorzubringen.

Hier ist nicht der Ort und der Raum, auf diese inneren Zusammenhänge näher einzugehen. Was ich darüber durch vergleichend-anatomische und experimentelle Untersuchungen feststellen konnte, muß für eine spätere umfänglichere Darstellung vorbehalten bleiben. Für unsere Fragestellung ist hier nur die Tatsache von Bedeutung, daß im normalen Entwicklungsgeschehen das Längenwachstum der Laublappen und die Entstehung und das Wachstum der Laubsäume unter gleichbleibenden Umständen jedes für sich von verschiedenen Faktorenkomplexen beeinflußt erscheinen.

Für die Prüfung der Frage, wieweit der Ablauf der für die Gestaltung des Wedels ausschlaggebenden Entwicklungsschritte, Aufbau des Verzweigungssystems und Entwicklung der Laminarsäume, experimentell durch den Wechsel der Außenfaktoren beeinflußt werden kann, erwächst aus der gewonnenen Erkenntnis die Forderung, daß nur solche Wedelanlagen zum Vergleich herangezogen werden dürfen, deren Entwicklungsmöglichkeiten, soweit sie von der Konstellation der Innenfaktoren bedingt werden, annähernd die gleichen sind. Die Abschätzung dieser Entwicklungsmöglichkeiten bei den einzelnen Wedelanlagen gelingt bei Pteris ensiformis deshalb leicht, weil die Anlage der Wedelverzweigungen, wie uns die Entwicklungsgeschichte gelehrt hat, sehr früh erfolgt und weil zwischen der Anlage des Verzweigungssystems und der Entfaltung der Wedelfläche der verhältnismäßig lange Zeitraum liegt, den das Wachstum des Wedelstieles in Anspruch nimmt. Schon wenn der Stiel einer Wedelanlage einen Zentimeter über die Oberfläche des Vegetationsscheitels sich erhoben hat, kann man, wie bereits oben konstatiert wurde, mit der Lupe erkennen, wieviel Fiederpaare entstehen werden und welche Verzweigungen zweiter und dritter Ordnung zu erwarten sind. Der Durchmesser der Stielbasis und die Wachstumsgeschwindigkeit sind weitere Kriterien, die zur Prüfung der Äquipotenz solcher Anlagen herangezogen werden können.

Als Außenfaktoren, deren quantitative Regulierung der Experimentator in der Hand hat, kommen in Betracht Nährstoffgehalt und

Feuchtigkeitsgrad des Bodens, Feuchtigkeitsgehalt der Luft, Wärme und Beleuchtung. Da es mir an Einrichtungen mangelt, um graduell abgestufte Temperaturen konstant zu erhalten, habe ich bei meinen Versuchen die Wärme außer Betracht lassen müssen. Die Temperatur in meinem Arbeitsraum schwankte während der Versuche in Ausschlägen, die 4° nicht überstiegen, gewöhnlich aber weniger als 2° betrugen, um einen Mittelwert von 20°. Sie ist hoch genug, um eine normale Entwicklung des tropischen Farns zu ermöglichen. Auch die Anwendung verschiedener Nährstoffkonzentrationen bei den in Treibschalen und Blumentöpfen gezogenen Versuchspflanzen bot gewisse Schwierigkeiten, die ich mit meinen Hilfsmitteln noch nicht so weit überwinden konnte, daß exakte Resultate zu erwarten gewesen wären, ich habe deshalb auch die Versuche nach dieser Richtung vorläufig zurückstellen müssen. Den Einfluß des Feuchtigkeitsgrades des Bodens und der Luft und die Bedeutung der Beleuchtungsverhältnisse für die Gestaltung des Wedels habe ich in einer stattlichen Anzahl von Versuchsreihen geprüft. Die bedeutsamsten Ergebnisse erhielt ich bei den Verdunkelungsversuchen; ich kann mich hier darauf beschränken, die für unsere Frage ausschlaggebenden Beobachtungen aus diesen Versuchsreihen darzustellen und durch Abbildungen zu belegen.

Versuch I. Von zwei gleichaltrigen annähernd gleichstarken fertilen Exemplaren A und B, die in gleichgroßen Töpfen gezogen und bis dahin unter gleichen Bedingungen gehalten waren, wurden alle erwachsenen und heranwachsenden Wedel abgeschnitten bis zu einer jungen Wedelanlage am Hauptsproß, die eben mit dem Wachstum des Stiels begonnen hatte und kaum zentimeterhoch war. Die Töpfe wurden unter zwei gleich große Glasglocken gesetzt. A kam ins Dunkle, B wurde ans Tageslicht gestellt an einen Platz, der direktem Sonnenlicht unzugänglich war. Nach 20 Tagen wurden die beiden Exemplare herausgenommen und photographiert. In Fig. 6 sind die beiden Aufnahmen im verkleinertem Maßstabe reproduziert. Bei A waren sechs Wedelanlagen hervorgetreten. An allen war das Wachstum des Stiels noch nicht beendet. Die Anlagen der Spreiten verharrten alle noch in dem gleichen embryonalen Entwicklungsstadium. Der Stiel der ältesten Wedelanlage, die bei Beginn des Versuches bereits sichtbar gewesen war, maß 12 cm. Bei der Versuchspflanze B waren am Vegetationspunkt der Hauptachse ebenfalls sechs Wedelanlagen hervorgetreten. Alle sechs Wedelanlagen hatten das Längenwachstum des Stiels bereits beendet. Bei dem ältesten Wedel, der bei Beginn des Versuches bereits sichtbar war, betrug die Länge des Stiels 6,5 cm. Die Spreitenanlagen waren bei allen sechs

Wedeln bereits entfaltet, bei dem ältesten waren alle Spindelglieder ausgewachsen, alle Endloben zu beträchtlicher Länge herangewachsen und wie die Spindelglieder mit wohlentwickelten Laminarsäumen versehen. Das Spitzenwachstum der Endloben war noch nicht abgeschlossen. Die jüngeren Wedel standen schrittweise in jüngeren Entwicklungsphasen bis herab zum jüngsten, bei dem die beiden unteren Spindelglieder ihr Wachstum noch nicht abgeschlossen hatten. Die Endloben des ersten und zweiten Fiederpaares hatten auch bei dem jüngsten Wedel bereits das Spitzenwachstum aufgenommen und Laminarsäume angelegt.

A B

Fig. 6. Zwei Versuchspflanzen von Pteris ensiformis nach gleicher Versuchsdauer; A im Dunkeln, B im Licht erwachsen. ($^1/_2$ natürliche Größe.)

Es ergibt sich, daß im Dunkeln das interkalare Längenwachstum des Wedelstiels gefördert wird und länger andauert als im Licht.

Versuch II. Eine kräftige Pflanze mit zahlreichen normal entwickelten fertilen Wedeln wurde ebenso wie im Versuch I vorbehandelt, ins Dunkle gestellt und über das in Fig. 6 A dargestellte Stadium hinaus im Dunkeln belassen. Die Stiele wuchsen weiter und streckten sich gerade. Dann nahmen das erste Spindelglied des Wedels und die Spindelglieder der beiden untersten Fiedern das Wachstum auf. Als das erste Spindelglied des Wedels dem Stadium des Ausgewachsenseins nahe war, traten das Spindelglied II und bei den mit Anlagen

von Sekundärfiedern versehenen Primärfiedern des zweiten Paares die unter der Verzweigungsstelle gelegenen Abschnitte der Sekundärspindeln in das Längenwachstum ein. In gleicher Weise schritt das Wachstum der Spindelglieder nach oben hin fort. Die Anlagen der Endlappen am Wedelgipfel und an den Fiedern aller Ordnungen blieben unverändert. Laminarsäume wurden nicht entwickelt. Der Stiel und alle im Dunkeln erwachsenen Spindelglieder waren gegenüber den vor dem Versuch abgeschnittenen normalen Wedeln überverlängert. Fig. 7 A zeigt einen maßgetreu gezeichneten Wedel der Dunkelkultur in halber Naturgröße, bei dem das Längenwachstum des Stiels und des ersten Spindelgliedes bereits abgeschlossen, das zweite Spindelglied in das Längenwachstum eingetreten ist. An den Fiedern des ersten Paares ist der unter den Anlagen der Sekundärfiedern gelegene Spindelabschnitt erwachsen und überverlängert.

Fig. 7. A Pteris-Wedel im Dunkeln erwachsen, B Wedel, der ebenso lange wie A im Dunkeln heranwuchs und dann in normale Beleuchtung gebracht wurde.

Der Versuch beweist, daß die Wedelspitze und die Endlappen

der Fiedern ihr Spitzenwachstum im Dunkeln auch dann nicht aufnehmen, wenn der Stiel und die Spindelteile, welche sie tragen, ausgewachsen sind, während sie im Licht damit beginnen, sobald das interkalare Längenwachstum der sie tragenden Spindelglieder begonnen hat.

Versuch III. Von der zum vorigen Versuch verwendeten Pflanze wurde die in Fig. 7 A gezeichnete Wedelanlage als Vorlage für die Zeichnung und als Material für die genauere Untersuchung abgeschnitten; eine Wedelanlage, die reiche Verzweigung zeigte und sich ungefähr in dem gleichen Entwicklungsstadium befand, das Fig. 7 A zeigt, wurde durch eine schmale Stanniolbinde am Stiel markiert und die Pflanze in günstige Beleuchtung gestellt. Der markierte Wedel wurde, nachdem alle Blatteile ausgewachsen waren und Plazenten mit Indusien gebildet hatten, abgeschnitten und maßgenau gezeichnet. Fig. 7 B gibt die Zeichnung auf $\frac{1}{2}$ verkleinert wieder.

Der Versuch beweist, daß die Anlagen des Spitzenlobus des Wedels und seiner Fiedern durch den längeren Aufenthalt im Dunkeln nicht geschädigt werden. Ins Licht gebracht, nehmen sie alsbald ihr Spitzenwachstum auf und bilden Laminarsäume, deren Gewebedifferenzierung bis zur Ausbildung von Fruktifikationsorganen fortschreitet. Die im Dunkeln ausgewachsenen Spindelteile, nämlich die Wedelspindel I und die untersten Spindelglieder des ersten Fiederpaares, haben keine Laminarsäume gebildet. Die Anlagen der für das Randzellwachstum bestimmten Gewebepartien, aus denen die Laminarsäume hervorgehen, werden offenbar durch die in der Entwicklung vorausgeeilten und in den Zustand des Ausgewachsenseins übergegangenen Nachbargewebe an weiterer Entwicklung verhindert. Das im Dunkeln noch nicht ausgewachsene Spindelglied II und die erst im Licht ins Wachstum eingetretenen Spindelglieder haben Laminarsäume gebildet.

Man kann versucht sein, das Ergebnis der bisherigen Versuche so zu deuten, daß für das Spitzenwachstum der Loben und Randzellenwachstum der Laminarsäume neben den aus dem Rhizom zuströmenden Baustoffen die in den grünen Blatteilen gebildeten Assimilate notwendig sind. Ich prüfte deshalb in einer Reihe von Versuchen die Frage, ob sich das Spitzenwachstum der Loben und das Randzellenwachstum der Laminarsäume auch im Dunkeln einstellt, wenn in ihrer nächsten Nähe assimilierende Laubflächen vorhanden sind. Das Resultat zeigt der

Versuch V. An jungen Wedelanlagen, die in kräftigster Entwicklung standen, wurden einzelne Abschnitte, sobald sie groß genug waren, um den experimentellen Eingriff zu ermöglichen, durch Ein-

schließen in Stanniolta schen verdunkelt. Nachdem die dem Licht ausgesetzten Wedelteile ganz oder doch nahezu ganz ausgewachsen waren zeigten die verdunkelten Abschnitte noch den gleichen Entwicklungszustand wie zu Beginn des Versuches. Fig. 8 und 9 stellen zwei solche Versuchswedel auf $^1/_2$ verkleinert dar. Bei Fig. 8 war die rechte unterste Primärfieder vom Licht abgeschlossen. Der Vergleich mit dem nor-

Fig. 8. Wedel, dessen erste rechte Primärfieder während der Entwicklung verdunkelt war ($^1/_2$).

malen linken Paarling, der im gleichen Grade verzweigt ist, läßt den bedeutenden Unterschied in dem Entwicklungszustand ohne weiteres erkennen. Bei Fig. 9 sind die beiden Fiedern des zweiten Paares durch die Verdunkelung auf dem frühen Entwicklungsstadium zurückgehalten worden, während alle dem Licht ausgesetzten Wedelteile normal herangewachsen sind. Da die Fiedern des zweiten Paares wie alle anderen

an die Leitungsbahn für die aus den oberen Wedelteilen zum Rhizom abwandernden Assimilationsprodukte angeschlossen sind, ergibt der Versuch, daß eine rein ernährungsphysiologische Erklärung der Erscheinung nicht ausreicht. Ich werde an anderer Stelle eingehender darüber zu berichten haben.

Die Frage, von der wir ausgegangen sind, ist durch die mitgeteilten Versuche im bejahenden Sinne gelöst: Der Aufbau des Verzweigungsgerüstes und die Entwicklung der Laminarsäume sind im hohen Grade voneinander unabhängig und folgen eigenen Gesetzen.

Fig. 9. Wedel, dessen zweites Primärfiederpaar während der Entwicklung verdunkelt war ($^1/_2$).

Das Gesamtergebnis meiner Untersuchung kann ich in folgender Form zusammenfassen:

Bei der Entwicklung des Wedels von Pteris ensiformis sind vier autonome Wachstumsprozesse zu unterscheiden, nämlich 1. Die embryonale Anlage des Verzweigungssystems am Vegetationspunkt des Rhizoms; 2. das interkalare Längenwachstum des Wedelstiels und der Spindelglieder; 3. das Spitzenwachstum der unverzweigten Endlappen; 4. das Randwachstum der Laminarsäume. Jeder dieser Wachstumsprozesse wird für sich durch die Konstellation der inneren und äußeren Faktoren qualitativ und in seinem zeitlichen Verlauf spezifisch beeinflußt. Die dadurch gegebenen Kombinationsmöglichkeiten von mehr oder minder reichlicher Verzweigung, längerer oder kürzerer Streckung des Stiels und der Spindelglieder, längeren oder kürzeren Wachstums der Endloben, breiterer oder schmälerer Ausbildung der Laminarsäume finden ihren Ausdruck in der auffälligen Variabilität der Wedelgestalt bei Pteris ensiformis.

Die Gesetzmäßigkeiten und inneren Zusammenhänge der vier autonomen Entwicklungsschritte bilden den Gegenstand weiterer experimenteller Untersuchungen.

Kritische Bemerkungen über die phylogenetische Herkunft der Monokotylen.

Von **H. Glück**, Heidelberg.
Mit 12 Abbildungen im Text.

Es ist meinen Lesern zur Genüge bekannt, daß sehr viele Versuche gemacht worden sind, die Monokotylen von dikotylenartigen Pflanzen phylogenetisch abzuleiten. Ich unterlasse es, die ganze einschlägige Literatur einer Diskussion zu unterwerfen, nachdem erst vor kurzem durch einen Schüler Goebels eine diesbezügliche Abhandlung publiziert worden ist[1]). Es genügt somit, auf einige wichtige Punkte aufmerksam zu machen, die bis heute bei dem genannten Problem keine oder doch nur eine ganz unvollkommene Würdigung gefunden haben.

I. Über das Vorkommen von trimeren Blütenhüllen bei Ranunculus.

Bekanntlich spielen bei den phylogenetischen Ableitungen der Monokotylen die Ranunculaceen und ihre Verwandten eine wichtige Rolle. Normalerweise ist die Blütenhülle der Ranunculaceen nach der 5-Zahl konstruiert; selten jedoch ist die 3-Zahl; so sind die Hüllen resp. Blütenblätter von Anemone, Hepatica, Eranthis trimer. Dagegen ist bis heute gar nicht beachtet worden, daß auch innerhalb der Gattung Ranunculus die 3-Zahl im Blütenbau auftritt.

An allererster Stelle erwähne ich da den Ranunculus polyphyllus, eine seltene Pflanze der osteuropäischen Flora. Dieselbe ist nicht nur durch sehr stark differente Standortsformen ausgezeichnet, sondern nimmt auch hinsichtlich ihres morphologischen Aufbaues eine Sonderstellung ein, wie ich schon kürzlich dargetan habe[2]). Die Blattorgane sind verteilt auf Langtriebe und Kurztriebe, welch letztere quirlförmig

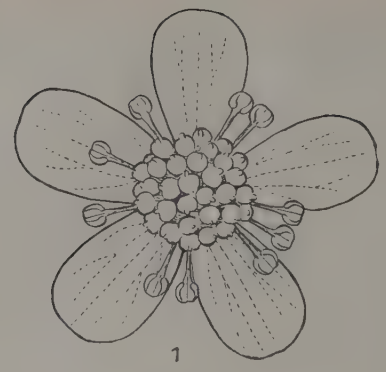
1) Karl Suessenguth, Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. Inaugural Diss., München 1919. Bei C. Heinrich, Dresden-Neustadt.

2) H. Glück, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, Bd. IV, S. 650 f.

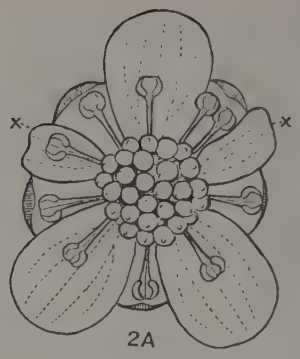
an der Hauptachse stehen, aber spiralig angeordnete Blätter produzieren. Abgesehen von dem Aufbau der Vegetationsorgane zeigt aber auch die Blüte innerhalb der Gattung einen außergewöhnlichen Polymorphismus. Die normale Blüte ist 5zählig in Kelch und Krone, wie auch Fig. 1 und 5 zeigt, versehen mit 10—13 Staubgefäßen. Außerdem aber treten häufig 3zählige Blüten auf, so besonders an schwächlichen oder jugendlichen Individuen, sowie auch an ganz untergetauchten. Bei typischer Ausbildung zeigen Kelch und Krone zwei trimere und alternierende Quirle, ebenso wie bei einer monokotylen Blüte, wie Fig. 3 A, 3 B und 7 zeigt. Die Kelchblätter sind sehr hinfällig und an der offenen Blüte oft nicht mehr oder nur teilweise noch vorhanden. Die Staubgefäßzahl der 3zähligen Blüte beträgt 6—12. Die Staubgefäße sind jedoch spiralig und nicht zyklisch angeordnet, wie auch Fig. 3 A und B zeigt. Die trimere Blüte ist hier jedenfalls nichts anderes als eine Reduktionsform der 5zähligen, was viele intermediäre Blütenformen zur Genüge beweisen: Einmal gibt es Blüten, an denen von den Kronblättern eins oder auch zwei stark reduziert sind, wie auch Fig. 2 A und 6 B zeigt. Außerdem nimmt aber auch der Kelch oft eine intermediäre Stellung ein, indem nur vier Kelchblättchen zu sehen sind, wie Fig. 2 B und 6 B zeigt. Bei all diesen Zwischenformen ist die Zahl der Kelch- und Kronblätter oft eine ungleiche (Fig. 2 B; 6 A; 6 B). So sehen wir also, daß durch schrittweise Rückbildung aus einer 5zähligen Blütenhülle eine 3zählige entstehen kann; während die Ursache der Reduktion mit Rücksicht auf das Obenerwähnte eine herabgesetzte Nahrungszufuhr sein dürfte.

Die Kelchblätter sind stets stark gewölbt, äußerst hinfällig, am Rande häutig und von drei bis vier nicht oder einmal gegabelten Nerven durchzogen. Die Kronblätter sind klein, gelb, länglich, schnabelförmig und von einem medianen und zwei seitlichen Nerven durchzogen, die ein- bis zweimal gegabelt sein können; an Stelle der Honigschuppe findet sich eine kleine, erhabene Papille vor, die von kleinzelliger Epidermis bedeckt ist (Fig. 4). Die Carpelle sind oval und besitzen einen kurzen, aufrechten oder nur schwach nach rückwärts umgebogenen Griffel. Desgleichen zeigen auch die Staubgefäße nichts Außergewöhnliches.

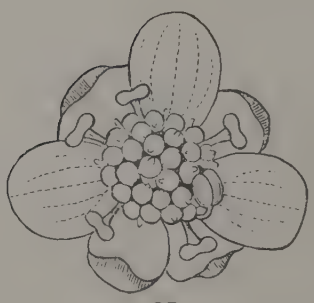
Soweit sehen wir also, daß bei Ranunculus polyphyllus, entsprechend der jeweiligen Nahrungszufuhr, ein und dieselbe Sproßachse 5- oder 3zählige Blüten produzieren kann; und zwar entspricht die höher entwickelte 5zählige Blüte einer höheren Nahrungszufuhr und die 3zählige, die nicht nur weniger Blütenblätter, sondern auch weniger



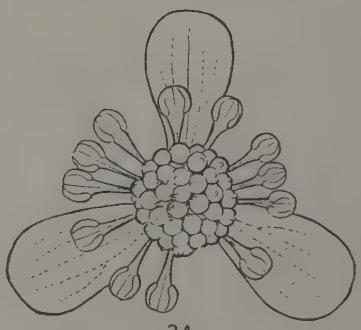
1



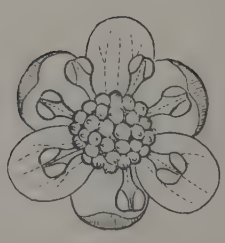
2A



2B



3A



3B

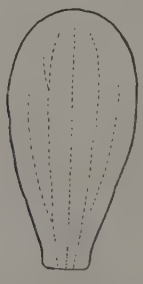


Fig. 1 zeigt eine 5zählige normale Blüte, bei der die Kelchblätter abgefallen sind, von oben. 8mal vergr.

Fig. 2A zeigt eine Übergangsform mit 5 Kelchblättern und 5 Kronblättern, von denen jedoch zwei — mit einem × bezeichnet — schon reduziert sind. 8mal vergr.

Fig. 2B zeigt eine Übergangsform mit 4 Kelch- und 3 Kronblättern. Ein Staubgefäß ist nach innen zu umgebogen: die fünf anderen sind vom Scheitel gesehen. 10mal vergr.

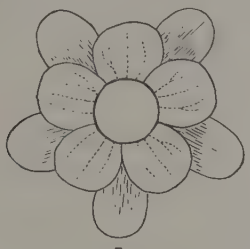
Fig. 3A zeigt eine 3zählige Blüte, bei der die Kelchblätter abgefallen sind. 10mal vergr.

Fig. 3B zeigt eine kleine 3zählige Blüte — eine künstlich ausgebreitete Blütenknospe — mit den 3 Kelchblättern. 10mal vergr.

Fig. 4 zeigt ein Kronblatt, von der Innenseite betrachtet. 10mal vergr.

Staubgefäße bildet, entspricht einer geringeren Nahrungszufuhr. Etwas Ähnliches hat K. Suessenguth[1]) konstatiert für die spät gebildeten und endständigen Blüten von Dioscorea Tocoro, die 5zählig sind, während die normalen 6zählig sind.

Schließlich sei noch erwähnt, daß, abgesehen von R. polyphyllus, die Existenz 3zähliger Blüten unter den Ranunculus-Arten auch für das Subgenus Casalea angegeben wird, deren Repräsentanten in Südamerika zu Hause sind[2]).



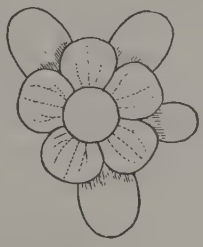


Fig. 5—7 zeigen verschiedene Blütenformen, von der Unterseite betrachtet.

Fig. 5 zeigt eine 5zählige Blüte von normaler Gestalt. 5mal vergr.
Fig. 6A zeigt eine Übergangsform mit 5 Kelchblättern und 4 ungleich großen Kronblättern. 5mal vergr.
Fig. 6B zeigt eine Übergangsform mit 4 Kelch- und 3 Kronblättern. 5mal vergr.
Fig 7 zeigt eine 3zählige Blüte von regulärer Ausbildung. 5mal vergr.

II. Über das Vorkommen von 3zähligen Blüten bei Nymphaeaceen.

Es ist bereits eine bekannte Tatsache, daß die Cabomboideae (Cabomba, Brasenia) hinsichtlich des Blütenbaues eine weitgehende Analogie mit gewissen Butomaceen (Hydrocleis, Limnocharis) an den Tag legen, indem beiden Familien apokarpe, hypogyne, zyklische und trimere Blüten gemein sind. Anders jedoch liegen nach Darstellung von K. Suessenguth[3])

1) K. Suessenguth, l. c. S. 43.
2) A. W. Eichler, Blütendiagramme, Bd. II, S. 161.
3) K. Suessenguth, l. c. S. 41—43.

die Verhältnisse bei den Nymphaeoideae (Nuphar, Nymphaea), die mit Rücksicht auf die Konstruktion der Blüte sich nicht so ohne weiteres an bestimmte Gattungen der Monokotylen anschließen lassen. In Wahrheit weist jedoch auch die Blüte von Nuphar und Nymphaea gewisse Analogien zur Blüte der Monokotylen auf, die bis heute unbeachtet geblieben sind.

1. Nuphar.

Unsere zwei europäischen Arten, N. luteum und N. pumilum, besitzen bekanntlich 5zählige, petaloide Kelche von gelber Farbe; dagegen besitzen mehrere nordamerikanische Nuphar-Arten Kelche, die regelmäßig und konstant aus zwei trimeren Quirlen aufgebaut sind. Auch das in den botanischen Gärten gar nicht selten kultivierte N. advenum gehört hierher[1]). Wenn bis jetzt auch über die Stellungsverhältnisse dieser 6zähligen Kelche nichts Genaueres bekannt ist, so läßt sich doch wohl theoretisch der 6zählige von dem fünfzähligen ableiten dadurch, daß eines der zahlreichen Kronblättchen petaloide Ausbildung an geeigneter Stelle annimmt. Zugunsten dieser Theorie mögen aber auch einige Abnormitäten genannt sein. Bei Nuphar pumilum und N. luteum × pumilum finden sich neben den normalen fünfzähligen Kelchen auch solche, die 6—7zählig sind[2]). Die 1—2 letztgebildeten, innersten Kelchblätter, die kleiner sind als die übrigen, tragen gleich den Petalen noch ein dorsales Nektarium. Würde dieses letztere auch noch fehlen, so wären sie von den normalen Kelchblättern überhaupt nicht zu unterscheiden. R. Caspary[3]) hat in der Tat auch für eine isolierte Blüte des N. luteum × pumilum einen 6zähligen Kelch beobachtet, an dem das sechste Kelchblatt nektarienlos war!

Erwähnt sei schließlich noch, daß für das nordamerikanische N. sagittaefolium, eine verschiedene Zahl von 5—7 Petalen von verschiedenen Autoren angegeben wird[4]). Es erscheint mir nicht unwahr-

1) Von Miller und Standley werden 6zählige Kelche angegeben für Nuphar (= „Nymphaea“) fraternum Mill. et Standl., N. advenum Ait., N. a. var. macrophyllum (Small), N. sagittaefolium Pursh., N. ulvaceum Mill. and Standl., N. ovatum Mill. and Standl., N. orbiculatum Small. Miller and Standley, The North American Species of Nymphaea (= Nuphar) in den Contribut. from the U. S. National Herbarium 1912, p. 82, 84, 89, 96, 97, 98, 101. — Eine andere Frage jedoch ist es, ob die von beiden Autoren neu kreierten Arten auch alle existenzberechtigt sind!

2) R. Caspary, Die Nuphar der Vogesen und des Schwarzwaldes, S. 38 u. S. 42. Halle 1870.

3) R. Caspary, l. c. S. 42.

4) Britton and Brown (Illustrated Flora of the United States, II. Aufl. 1913, Vol. II, p. 79) geben fünf an; Miller and Standley (l. c. p. 96) geben sechs an;

scheinlich, daß auch die verschiedenartige Nahrungszufuhr oder verschiedenartige Altersstadien von Einfluß auf die differente Zahl der Blütenblätter sind.

2. Nymphaea.

Sowohl bei N. alba als auch bei N. candida ist der Kelch ziemlich variabel. Abgesehen von den normalen 4zähligen Kelchen findet man bei diesen beiden Arten 3-, 5- und 6zählige Kelche[1]). Bei den 5zähligen Kelchen der N. candida beobachtete ich auch solche, bei denen die drei äußeren Kelchblätter recht ansehnlich waren, während die zwei innersten klein und schwächlich waren[2]).

III. Über die Stipularorgane der Monokotylen und ihre enge Beziehung zu denjenigen der Dikotylen.

Hier möchte ich zunächst darauf hinweisen, daß ältere Morphologen lange Zeit die Ansicht vertraten, daß die eigentlichen Stipularorgane nur Attribute der Dikotylen seien. Ich glaube aber zur Genüge gezeigt zu haben, daß auch unter den Monokotylen genau die gleichen Stipularorgane vorkommen wie unter den Dikotylen[3]). Auch Goebel hat neuerdings in seiner Organographie meine Auffassung vertreten[4]).

Die Stipularorgane werden zweckmäßig auf drei Kategorien verteilt, die ich bezeichne als seitliche Stipeln, Axillärstipeln und als Blattscheide.

1. Die seitlichen Stipeln lassen sich wieder einteilen in Lateral- und Vaginalstipeln. Während die erstgenannten mit dem Blattstiel nicht oder lose zusammenhängen, sind die letzteren einseitig dem Blattstiel angewachsen[5]). Unter den Dikotylen sind die seitlichen Stipeln allgemein verbreitet. Unter den Monokotylen jedoch sind sie sehr selten (Hydrocharis morsus ranae, Potamogeton densus, Najas-Arten u. a.). An Stelle der seitlichen Stipeln sind dagegen Blattscheiden die allgemein verbreiteten Stipulargebilde.

A. Gray and Watson (Synoptical Flora of North-America, Vol. I, p. 78) geben sechs bis sieben an.

1) H. Glück, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, Bd. IV, S. 339, 360, 374, 399 u. 400.

2) H. Glück, l. c. S. 399.

3) H. Glück, Blatt- und blütenmorphologische Studien, S. 1—277, Jena 1919.

4) K. Goebel, Organographie der Pflanzen. II. Aufl., Teil III, Heft 1, S. 1437.

5) H. Glück, l. c. S. 7ff.

2. Die Axillärstipeln treten bei den Dikotylen viel seltener auf als die seitlichen Stipeln. Am bekanntesten sind sie z. B. für Nymphaeaceen, Urticaceen, Droseraceen. Unter den Monokotylen sind die Axillärstipeln, die sogenannten „Blatthäutchen" älterer Morphologen, am schönsten entwickelt bei der großen Mehrzahl aller Potamogeton-Arten und finden sich sowohl bei Arten mit zweierlei Blattformen als auch bei solchen mit nur einer Blattform, entsprechend den schwimmenden resp. untergetauchten Arten. Aber auch bei Zanichellia Preissii, bei einigen Araceen (Pistia Stratiotes, Rhynchopyle elongata) und Hydrocharis asiatica finden sich Axillärstipeln.

3. Die Blattscheide, die oben ohne oder auch mit Ligula endigen kann, ist morphologisch nur eine Stipelmodifikation. Die Blattscheide hat bekanntermaßen bei den Monokotylen eine universelle Verbreitung. Auch innerhalb der Gattung Potamogeton gibt es einige Arten (P. pectinatus, filiformis), die am Blattgrunde eine ansehnliche Scheide mit Ligula tragen; sie sind, wie wir weiter unten sehen werden, für die Ableitung der monokotylen Scheide von besonderer Bedeutung. Aber auch die Blattscheide bildet keineswegs ein Unterscheidungsmerkmal den Dikotylen gegenüber, wie man vielfach angenommen hat. Auch bei diesen finden sich wohl entwickelte Blattscheiden, wenn auch nicht so häufig wie bei Monokotylen[1]). Auch die bei den Monokotylen so weit verbreitete Ligula fehlt bei den Dikotylen keineswegs[2]). Wir sehen also, daß alle Stipelmodifikationen sowohl bei Dikotylen als auch bei Monokotylen vorkommen, wenn auch in ungleicher Verteilung.

Gleichartige Entstehung der Axillärstipel bei Nymphaea und Potamogeton und ihre phylogenetische Ableitung von seitlichen Stipeln.

Nicht mit Unrecht hat man die aufeinanderfolgenden Blattformen einer in Entwicklung begriffenen Sproßachse zu phylogenetischen Deutungen verwendet, indem man die zu einer morphologischen Kette sich zusammenfügenden Blattformen, die dem fertigen Blatt vorausgehen, mit phylogenetischen Entwicklungsstadien identifizierte. Mit Hilfe dieser Methode läßt sich nicht nur der genetische Zusammenhang der Stipularorgane untereinander ermitteln, sondern wir erkennen auch, daß die oben genannten Stipelmodifikationen drei verschiedenen Entwicklungsstufen entsprechen: die seitlichen Stipeln entsprechen dem ältesten

1) H. Glück, Blatt- und blütenmorphologische Studien, S. 177—224.
2) H. Glück, l. c. S. 207, 215.

Typus, die mit Ligula versehene Blattscheide entspricht dem zweitältesten Typus, und die Axillärstipel entspricht dem drittältesten und jüngsten Typus. Das ist ein wichtiges Resultat, das wir heute durch eine rein ontogenetische Untersuchung jedoch nicht zu gewinnen vermögen. Wir müssen da zunächst ausgehen von den Primärblättern, welche die Keimlingsachse von Nymphaea und Potamogeton schrittweise nacheinander erzeugt. Mit Rücksicht auf die Beschaffenheit der Blattbasis lassen sich da drei verschiedene Generationen unterscheiden:

A. Bei der ersten und ältesten Blattgeneration trägt die Blattbasis eine Scheide, die zwei schwach entwickelten Vaginalstipeln gleichkommt[1]); d. h. die offene Blattscheide geht am Ende in zwei schwach vorgezogene Stipelöhrchen aus. Die Blattscheide von Nymphaea, die mit II in Fig. 8 und mit I in Fig. 9 bezeichnet ist, entspricht der mit I und II bezeichneten Blattscheide von Potamogeton in Fig. 10.

Fig. 8. Die Basis einer Keimpflanze von Nypmhaea alba. I Basis des ersten Primärblattes, dessen Scheide noch keinen Ansatz von Vaginalstipeln zeigt. II Basis des zweiten Primärblattes mit einer in zwei Öhrchen ausgehenden Scheide. III junge Spreite des unentwickelten dritten Primärblattes. *h* hypokotyles Stengelglied. 10mal vergrößert.

B. Bei der zweitältesten Blattgeneration trägt die Blattbasis eine Scheide, die nach oben zu mit einer deutlichen Ligula endigt. Zu beachten ist, daß die Ligula am Ende häufig eine deutliche Cäsur aufweist; und außerdem, daß die Ligula an den höher stehenden Blättern der Achse schrittweise an Länge zunimmt im Vergleich zur zugehörigen Blattscheide. Die mit II A und B bezeichneten Blattscheiden von Nymphaea in Fig. 9, die mit einer Ligula nach oben zu endigen, entsprechen den mit III, IV und V bezeichneten gleichartigen Blattscheiden von Potamogeton in Fig. 10. Die Ligula muß dadurch zustande gekommen sein, daß die zwei Öhrchen der Vaginalstipeln zu einem einheitlichen Gebilde (= Ligula) miteinander verschmolzen sind, das sich von der Blattfläche selbst abhebt. Wenn ich hier von einem „Verschmelzungsprozeß" spreche, so ist das ein bild-

1) Nur das zuerst gebildete, pfriemliche Blatt von Nymphaea alba zeigt noch eine einfache Scheide ohne irgendwelchen Ansatz von Vaginalstipeln.

licher Ausdruck, da ich es dahingestellt sein lassen will, ob die Ligula wirklich einem ontogenetischen Verschmelzungsprodukt gleichkommt.

C. Bei der dritten Blattgeneration finden wir an Stelle der mit Ligula versehenen Blattscheide bereits eine Axillärstipel vor, die bis zur Basis von dem Blatt separiert ist. Die Blattstielbasis von III in Fig. 9, die zu Nymphaea gehört, entspricht der Blattstielbasis von VI und VII in Fig. 10, die zu Potamogeton gehört; letztere trägt an der Spitze noch eine deutliche Cäsur, die noch auf die Herkunft der Vaginalstipeln hindeutet. Die Axillärstipel muß dadurch aus der mit Scheide und Ligula versehenen Blattbasis entstanden sein, daß die

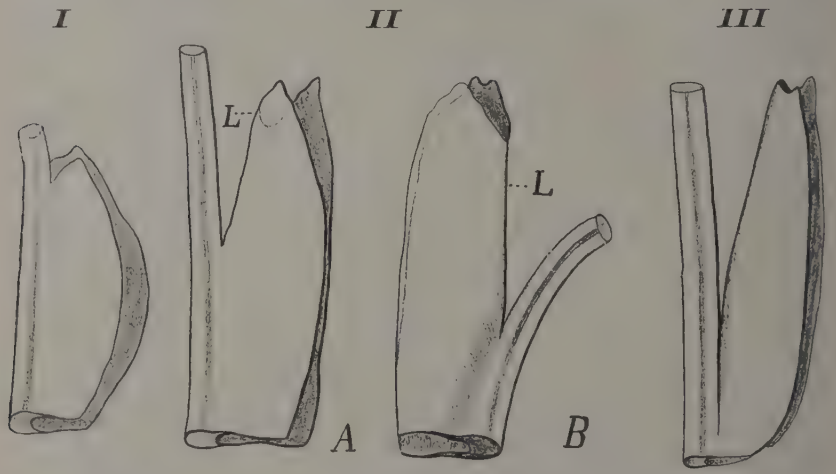


Fig. 9 zeigt die Basis von verschieden alten aufeinanderfolgenden Primärblättern von Nymphaea alba (Keimlingsachse). I Basis des zweiten Primärblattes mit schwach entwickelten Lateralstipeln. II A und B zeigt die Basis des dritten Primärblattes von zwei verschiedenen Keimlingen, ausgerüstet mit Scheide und zweizähniger Ligula. III Basis des vierten Primärblattes mit axillärer Stipel. Alles 12mal vergr.

Ligula stark an Länge zunahm, während die Scheide so sehr im Wachstum zurückblieb, daß sie gar nicht mehr als solche mit bloßem Auge sichtbar ist. Freilich könnte man da auch von einer „Abspaltung" der Blattbasis von der Scheide sprechen, doch ist auch das nur ein bildlicher Ausdruck, der keineswegs ontogenetisch aufgefaßt werden darf.

Überblicken wir jetzt nochmals das Ganze, so sehen wir, daß sowohl bei Nymphaea als auch bei Potamogeton Vaginalstipeln, eine mit Ligula ausgerüstete Scheide und Axillärstipeln nacheinander an ein und derselben Sproßachse auftreten; oder phylogenetisch ausgedrückt würde sich ergeben, daß die Vaginalstipeln den ältesten, die Scheide

den zweitältesten und die Axillärstipel den jüngsten Typus der Stipulargebilde darstellt. Die drei Stipelmodifikationen treten aber auch an dem fertig ausgebildeten Laubblatt von Potamogeton resp. Nymphaea auf. Unter den Potamogeton-Arten finden sich richtige Lateralstipeln — soweit bekannt — nur noch bei Potamogeton densus, und auch da

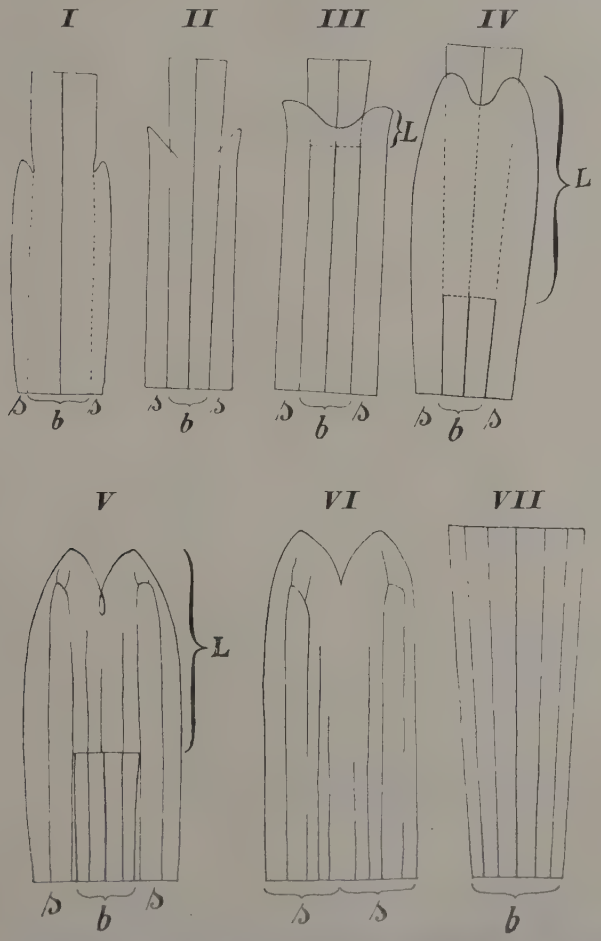


Fig. 10. I—VII Basis der aufeinanderfolgenden Primärblätter der Keimlingsachse von Potamogeton rufescens. I und II zeigt die Basis der ersten Blattgeneration mit schwach entwickelten Vaginalstipeln = *s*. III und IV zeigt die Basis der zweiten Blattgeneration mit Scheide und zugehöriger Ligula = *L*. V zeigt ein ähnliches Stadium wie Fig. IV, aber die Spreite ist entfernt. VI und VII gehört der dritten Blattgeneration an; VI zeigt die Axillärstipel, die am Ende noch in zwei Öhrchen ausläuft und die zu der in VII dargestellten Blattbasis gehört. Alles 10mal vergr.

treten sie nur noch an den an der Basis der Blütenstände befindlichen Hochblättern auf, während das Laubblatt überhaupt keine Stipularorgane mehr besitzt[1]). Hier mag das den Blütenständen nötige Schutzbedürfnis die Erhaltung dieses primitiven Organs bedingt haben. Ebenso selten wie bei Potamogeton sind seitliche Stipeln auch bei Nymphaea. Seitliche Stipeln finden sich bei N. Lotus (Fig. 11); sie sind ziemlich schwach entwickelt und auch hinfällig[2]). Doch mögen noch andere mir nicht näher bekannte Nymphaea-Arten ähnliches aufweisen. Somit entsprechen also die Stipularorgane der genannten Potamogeton- und Nymphaea-Arten dem ältesten Typus.

Fig. 11.

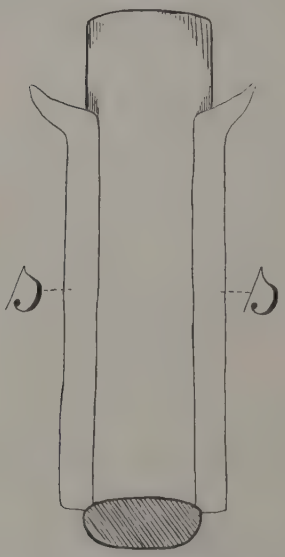


Fig. 12.

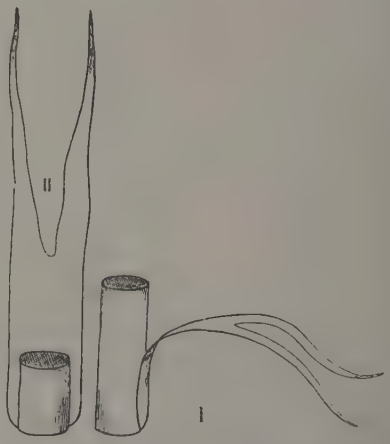


Fig. 11. Blattstielbasis von Nymphaea Lotus var. dentata, ausgerüstet mit zwei Lateralstipeln = *s*, 5mal vergr.

Fig. 12. Stipelbildung von Nymphaea Daubenyana. I zeigt die Seitenansicht mit zugehöriger Blattstielbasis. II zeigt die Flächenansicht; der Blattstiel ist abgeschnitten. Alles 3mal vergr.

Eine mit Ligula versehene Blattscheide ist mir mit Sicherheit nur für zwei Nymphaea-Arten bekannt geworden. Einmal für N. Daubenyana. welche auf den Blättern regelmäßig Tochtersprosse erzeugt[3]). Der

1) H. Glück, l. c. S. 54, Fig. 19.

2) N. Lotus ist eine sehr formenreiche Art, deren einzelne Abarten hinsichtlich ihrer Stipulargebilde wohl noch nicht näher studiert worden sind. Vgl. hierzu auch J. Tuzson, Morphologie und systematische Gliederung von Nymphaea Lotus. Bd. 25 d. mathemat. u. naturw. Berichte aus Ungarn, 1909, S. 275 ff.

3) Untersucht wurden jugendliche ca. 1 cm dicke Rhizome und blattbürtige Adventivsprosse, die jedoch in der Stipelbildung nicht sichtlich verschieden waren.

Blattstiel trägt eine kurze nur 2—6 mm lange Scheide, die nach oben zu in eine mächtig entwickelte zweispaltige Ligula ausgeht (Fig. 12). Und außerdem konstatierte ich ein gleiches für N. zansibariensis. Hier deutet die zweiteilige Ligula noch auf die Abstammung seitlicher Stipeln hin. Viel ansehnlicher jedoch ist die Blattscheide bei mehreren Potamogeton-Arten (P. pectinatus, filiformis u. a.), bei welchen sie einige Zentimeter lang wird und mit Ligula endigt. Diese Bildung würde also dem zweitältesten Typus der Stipularorgane gleichkommen. Eine typische Axillärstipel findet sich schließlich bei der Majorität aller Nymphaea- und Potamogeton-Arten. Bei Nymphaea bildet sie ein meist 4—6 cm langes, ovales, zartes Blättchen; während sie bei Victoria regia außergewöhnliche Größe annimmt[1]). Die Axillärstipel von Potamogeton ist ein schmales, rinnenförmiges und häutiges Gebilde von meist 1—8 cm Länge; sie wird aber an den Wasserblättern von P. natans sogar bis 30,5 cm lang. Diese Stipelbildung wird also dem letzten und jüngsten Typus der Stipularorgane gleichkommen.

Dürfen wir die Blattscheide sonstiger Monokotylen auf seitliche Stipeln zurückführen oder nicht?

Aus dem über Nymphaea und Potamogeton Mitgeteilten ergibt sich die Frage, ob wir auch bei anderen Monokotylen Anzeichen vorfinden, die darauf hindeuten, daß die Scheide der Monokotylen ein Abkömmling seitlicher Stipeln ist oder nicht? Diese Frage müssen wir entschieden bejahen.

Die Ontogenie der Blattscheide verschiedener Monokotylen ist uns zur Genüge bekannt. Aus ihr allein können wir freilich nicht die Überzeugung gewinnen, daß die oft sehr ansehnliche Blattscheide ein Abkömmling seitlicher Stipeln sein könnte; und doch deuten gerade genug Argumente auf eine solche Abstammung hin!

Daß die Hochblattgebilde und die Niederblattgebilde aufs engste miteinander verwandt sind, dürfte niemand in Abrede stellen. Wenn wir einmal die Niederblattgebilde als Etappen phylogenetischer Entwicklungsstadien betrachten dürfen, dann werden wir, rein theoretisch betrachtet, auch den Hochblattgebilden eine äußerliche Bedeutung für die Phylogenie nicht absprechen dürfen! Unter Hinweis auf meine oben mehrfach zitierte Arbeit über Blatt- und Blütengebilde möchte ich mich damit begnügen, nur einige der wichtigsten Beispiele aus den Monokotylen herauszugreifen.

1) H. Glück, l. c. S. 76, Fig. 30 I u. II.

A. Gramineen. Die Blattscheide der Gramineen ist in der Regel offen, selten geschlossen; in der Regel mit Ligula versehen, seltener fehlt dieselbe. Die Deckspelzen gewisser Arten (z. B. Danthonia) bestehen aus einer Granne, die am Grunde eine weite, offene, in zwei Vaginalstipeln auslaufende Scheide trägt[1]). Daß die Granne der Blatt-Lamina und die Vaginalstipeln der Blattscheide entsprechen, bedarf wohl keines Beweises.

B. Cyperaceen. Die Blattscheide der Cyperaceen ist in der Regel geschlossen und endigt mit oder ohne Ligula. Die Hüllspelzen gewisser Scirpus-Arten bestehen aus einem scheidigen Gebilde, daß in der Mitte in eine pfriemliche Granne ausgeht und beiderseits ein triangulares Stipelöhrchen trägt.

C. Liliaceen. Die Blattscheide ist bald offen, bald geschlossen; mitunter mit Ligula versehen, so bei manchen Allium-Arten. Die Staubgefäße mancher Allium-, Ornithogalum- und Brodiaea-Arten tragen Filamente mit oft sehr ansehnlichen und lang ausgezogenen Vaginalstipeln. Bei Aphyllanthes monspeliensis sind Hochblättchen vorhanden, die aus zwei weit ausgezogenen Vaginalstipeln bestehen und einer dazwischen sitzenden Granne.

D. Amaryllideen. Die Blattscheide ist bald offen, bald geschlossen; eine Ligula scheint nicht bekannt zu sein. Bei Eustephia coccinea besitzen die hier stets getrennt stehenden Staubgefäße zwei mächtige, horizontal abstehende Vaginalstipeln. Arten von Eurycles und Hymenocallis besitzen an der Basis der Staubgefäße mehr oder minder ausgeprägte Vaginalstipeln, die stets die Tendenz zur seitlichen Verwachsung zeigen. Auf diese Weise entsteht durch schrittweise Verschmelzung der Filamentstipeln die Parakorolle der Amaryllideen.

E. Musaceen. Bei gewissen Arten (z. B. Musa Ensete) stellt das hintere Perigonblatt eine 3lappige Scheide dar, die eine mediane Granne und zwei große Vaginalstipeln trägt.

F. Bromeliaceen. Die Blattscheide ist offen und setzt sich bei vielen Arten an der Spreite nicht deutlich ab. Eine Ligula scheint nicht bekannt zu sein. Die an der Basis der Staubgefäße so oft vorkommenden paarigen Zähnchen („Ligulaschuppen“) halte ich für paarige Stipularzähnchen, die denen von Allium an die Seite zu setzen sind.

Wenn wir jetzt einmal die für Potamogeton und Nymphaea gewonnenen Resultate im Auge behalten, so werden wir bei all den eben genannten monokotylen Familien die Phyllombasis der oben genannten

1) Siehe H. Glück, l. c. S. 242, Fig. 110.

Hochblattgebilde, Blütenblätter oder Staubgefäße mit den seitlichen Stipeln auffassen dürfen als die noch erhaltene ursprüngliche Form der Laubblattbasis, von der ausgehend sich die Blattscheide sekundär entwickelt hat. Die Ursache, welche für die Bildung der Blattscheide ausschlaggebend war, ist nicht ohne weiteres zu eruieren. Doch halte ich es für wahrscheinlich, daß das dem Vegetationspunkt nötige Schutzbedürfnis die Bildung der Scheide verursachte. Es ist wohl leicht begreiflich, daß eine rinnige oder röhrenförmige Scheide dem Vegetationspunkt einen intensiveren Schutz bietet als eine Blattstielbasis mit seitlichen Stipeln.

Mit Rücksicht auf unsere heutige Anschauung ist das monokotyle Blatt der Abkömmling eines dikotylenartigen Blattes[1]). Zu dieser ganzen Auffassung stimmt aber auch meine Auffassung von der Definition und dem Alter der monokotylen Scheide. Es ist, mit einem Wort gesagt, die monokotyle Scheide der Abkömmling einer mit seitlichen Stipeln versehenen Blattbasis, wie man sie heute in weiter Verbreitung ja unter den Dikotylen antrifft, während unter den Monokotylen nur noch spärliche Überreste auf die ursprüngliche und höher stehende Stipelform hindeuten!

Schließlich muß ich noch darauf hinweisen, daß die eben besprochenen Relationen zwischen Blattscheide und seitlichen Stipeln sich in ganz ähnlicher Weise auch bei Dikotylen nachweisen lassen. Unter Hinweis auf meine mehrfach zitierte Arbeit über Blatt- und Blütenmorphologie begnüge ich mich damit, im folgenden einige der wichtigsten Beispiele, die unsere Frage betreffen, herauszugreifen.

Seitliche Stipeln, die an Laubblättern und Kelchblättern zugleich auftreten, finden sich bei Loefflingia hispanica (Caryophyllacee).

Seitliche Stipeln an Laubblättern und Kronblättern zugleich finden sich z. B. bei Bruguiera eriopetala.

Seitliche Stipeln an Laubblättern und Staubgefäßen finden sich z. B. bei Zygophyllum simplex; bei Erodium moschatum. Bei gewissen Vitaceen (Leca) und auch Meliaceen sind die Filamentstipeln in ein tubusartiges Gebilde miteinander verschmolzen.

Seitliche Stipeln an Laubblättern und ligulaartige Gebilde an Kronblättern finden sich bei gewissen Ranunculaceen (Batrachium Lenormandi u. a.).

Seitliche Stipeln resp. interpetioläre Stipeln an Laubblättern

1) H. Glück, l. c. S. 557 ff. Vgl. außerdem auch das bei Goebel Gesagte (Organographie, 2. Aufl., III, 1, S. 1366).

und ligulaartige Bildungen an Staubgefäßen finden sich bei mehreren Zygophyllum-Arten (Z. macropterum, foetidum usw.).

Mit der offenen Blattscheide korrespondieren seitliche Stipeln an den Hochblättern bei Ranunculus polyphyllus; dann an den Kelchblättern von Paeonia peregrina, sowie an den Staubgefäßen gewisser Aconitum-Arten.

Mit der geschlossenen Scheide von Polygonella americana (Polygonacee) korrespondieren paarige Stipulardrüsen an der Basis der Staubgefäße.

Mit der Ochrea gewisser Rubiaceen (z. B. Gaertnera paniculata) korrespondieren Hochblättchen, die seitliche Stipeln tragen.

Mit der Ochrea gewisser Polygonaceen korrespondieren in der Blüte Stipularzähnchen resp. Stipulardrüsen an den Staubgefäßen von Antigonum leptopus (Stipularzähnchen); bei Polygonum polystachyum, Atraphaxis buxifolia (Stipulardrüsen).

Ich weiß sehr wohl, daß die von mir gegebene Deutung der Stipulargebilde keinen allgemeinen Beifall finden wird. Gewiß, meine Deutungen sind rein theoretisch und niemals strikte zu beweisen! Doch halte ich bei dieser Deutung zunächst an der gewissen Überzeugung fest, daß die Gesamtorganisation und ebenso die verschiedenartigen Blattgebilde einer jeden Pflanze einem ganz bestimmten Gesetz unterworfen sind. Die von mir vertretene Theorie will auch nicht mehr als ein Versuch sein, entsprechend diesem Gesetz, gewisse Organe in einen genetischen Zusammenhang zu bringen, deren morphologischer Wert uns sonst rätselhaft bleiben müßte.

Die Bewegungsmechanik des Laubblattes von Dionaea muscipula Ell.

von **Hermann v. Guttenberg**, Rostock.

Mit 1 Abbildung im Text.

Die Bewegungsmechanik des Laubblattes der Venusfliegenfalle war schon mehrfach Gegenstand mehr oder minder eingehenden Studiums. Wohl als erster hat Meyen (1839) eine Erklärung des Zusammenklappens der Spreite versucht und dafür die „Zusammenziehung der Seitennerven" und des dazwischen liegenden „Zellengewebes" verantwortlich gemacht. Später hat Sanderson (1873—74) eine muskelähnliche Kontraktion angenommen. Die erste experimentelle Untersuchung verdanken wir Darwin (1875). Die wichtigsten von ihm ermittelten Tatsachen sind folgende. „Wenn sich die Blattlappen, die ziemlich dick sind, schließen, so ist keine Spur von Faltenbildung auf irgend einem Teile ihrer oberen Fläche zu sehen. Es müssen sich daher allem Anscheine nach die Zellen zusammenziehen. Der hauptsächlichste Sitz der Bewegung ist offenbar die dicke Zellenmasse, welche auf dem zentralen Gefäßbündel in der Mittelrippe aufliegt." Diese Ansicht wird gestützt durch mikroskopische Beobachtung zweier Tuschepunkte, die auf der Mittelrippe, und zwar quer zu dieser, in einer Entfernung von 0,017 Zoll voneinander aufgetragen werden. Beim Schließen des Blattes verringert sich ihr Abstand um 0,002 Zoll, also um 11,7%. Eine rechtwinklig zur Mittelrippe auf einer Spreitenhälfte angebrachte Reihe von drei Punkten mit einer Gesamtlänge von 0,08 Zoll verkürzte sich bei der Reizung um 0,005 Zoll somit um etwa 6%. Wichtig für die Mechanik ist weiter die Angabe, daß senkrecht in kochendes Wasser geworfene Blätter sich nicht schließen, sondern im Gegenteil ein wenig weiter spreizen; so erweiterte sich ein Blatt dessen Hälften ursprünglich einen Winkel von 80° einschlossen, auf 90°. Das gilt auch für Blätter, die sich nach Insektenfang geöffnet hatten und mechanisch nicht reizbar waren. Die Erklärung dieser Erscheinung sucht Darwin darin, daß die Zellen der Blattunterseite sich in einem Spannungszustand befänden „und somit die Lappen plötzlich

ein wenig auseinander" zögen, „sobald die Zellen auf der oberen Fläche getötet wurden und ihr Kontraktionsvermögen verloren". Werden Blätter starken Dosen von Chloroform- oder Ätherdämpfen ausgesetzt, so schließen sie sich, jedoch „mit einer nicht wahrnehmbar langsamen Geschwindigkeit". Schwache Dosen führen nicht zum Verschluß und machen die Blätter vorübergehend unempfindlich. Blausäuredämpfe, denen das Blatt $1^1/_2$ Stunden lang ausgesetzt war, veranlaßten kein Schließen und hoben auch die Empfindlichkeit nicht auf, obwohl das Blatt sichtlich geschädigt war. Wurde die ganze obere Fläche des Blattes mit 50 % Zuckerlösung bestrichen, so erfolgte keine Bewegung, wohl aber dann, wenn ein Tropfen der Fühlborste angehängt wurde. In Zuckerlösung getaucht, schließen sich die Blätter und brauchen, wieder herausgenommen und gewaschen, 2—9 Tage, um sich wieder zu öffnen. Dagegen öffnen sich durch Berührung gereizte Blätter in weniger als einem Tag und durch Zuckertropfen an der Borste gereizte in 2 Tagen. Dies gestattet den von Darwin nicht gezogenen Schluß, daß das gänzliche Eintauchen den Bewegungsmechanismus beeinträchtigte. Rasches Schließen des Blattes erfolgt nur auf Berührungsreiz, bei Verletzung oder Plasmolyse der Borsten. Alleinige chemische Reizung löst eine sehr langsame Schließbewegung aus. Man könnte demnach vermuten, daß in diesem zweiten Fall die Bewegungsmechanik eine andere ist als im ersten; doch ist auch bei gleicher Mechanik ein zeitlich differierender Ablauf der Erscheinung denkbar.

Nach Darwin haben zunächst De Candolle (1876) und Munk (1876) sich mit unserer Frage beschäftigt. Ersterer glaubt als Ursache der Bewegung Turgeszenzschwankungen des Parenchyms der Blattoberseite annehmen zu sollen[1]) und Munk (1876) will die Bewegung vorwiegend durch „Erschlaffung des oberen Blattflügelparenchyms" erklären, wobei „sich dann das untere Blattflügelparenchym ausdehnt". Ebenso sollte sich oberes und unteres Parenchym der Mittelrippe verhalten. Die Erschlaffung des oberen Parenchyms wird nicht bewiesen, sondern nur daraus abgeleitet, daß eine isolierte Spreitenhälfte, die sich stets viel stärker krümmt als dies am ganzen Blatt der Fall ist, verhältnismäßig leicht sich wieder soweit zurückbiegen läßt, als der normalen Krümmung an einem ganzen gereizten Blatt entspricht. Dagegen wird die Ausdehnung des ganzen Innenparenchyms unter Wasseraufnahme dadurch experimentell nachgewiesen, daß gespaltene Blattstücke in Wasser gelegt sich krümmen, wobei die Parenchymschicht die

1) Nach Brown (1916). Ich selbst konnte diese Arbeit nicht einsehen.

konvexe, die Epidermis, die konkave Seite einnimmt. Munk hat dabei übersehen, daß für die obere Spalthälfte des Blattstückes diese nachweisbare Expansion des Parenchyms der oben behaupteten Erschlaffung seiner Zellen direkt widerspricht. Die Ausdehnung der unteren Spalthälfte dagegen, kann sehr wohl Krümmungsursache sein. Die gesamte Epidermis sei von „untergeordneter Bedeutung bei der Schließung". Sie habe weder „das große Wasseransaugungsvermögen" noch das „Ausdehnungsbestreben" des Parenchyms. Die Epidermis ist „immer negativ gespannt gegen das Parenchym, und zwar ist die untere Epidermis selbst nach übermäßiger Schließungsbewegung nur schwach, die obere Epidermis dagegen schon am normal geschlossenen Blatt ziemlich stark passiv gedehnt". Denn die untere Epidermis verkürzt sich abgetragen kaum, die obere „sehr deutlich und ansehnlich". Munk ist also der Ansicht, daß die Bewegungsmechanik des Dionaea-Blattes der des Mimosa Gelenkpolsters sehr ähnlich sei. Die nach ihm allein reizbaren oberen Parenchymschichten des Blattes erleiden bei der Reizung unter Kontraktion einen Wasserverlust, und dieses Wasser wird von den unteren Parenchymschichten unter Expansion aufgenommen. Die Verlängerung der Unterseite weist er durch das Auseinanderrücken zweier Tuschepunkte während der Reizung nach. Batalin (1877) hat sie dann durch genaue Messungen mit der Tuschepunktmethode bestätigt. Die ganze Blattpartie zwischen der Ansatzstelle der Borsten und dem Medianus erfährt auf der Unterseite bei der Reizung eine Verlängerung, und zwar sowohl in einer zum Medianus queren als auch in zu diesem paralleler Richtung[1]). Dagegen bleiben die Blattränder unverändert, sie werden nur passiv bewegt. Sehr wichtig war der Nachweis Batalins, daß diese Verlängerung beim neuerlichen Öffnen des Blattes nicht mehr zurückgeht, sondern sich „mit der Zeit in wirklichen Zuwachs verwandelt" und daß bei neuerlicher Reizung sich eine abermalige Verlängerung zeigt. Die von Darwin angegebene Verkürzung der Innenseiten konnte Batalin bestätigen. Im Gegensatz zu Darwin ist Batalin aber der Ansicht, daß die Einkrümmung der Blätter allein zum Verschluß führt. Denn sie erfahren ihre stärkste Rückenkrümmung in einiger Entfernung vom Medianus und diese reicht zum völligen Verschluß bereits vollkommen aus. Weiters erfährt die Unterseite des Medianus bei der Reizung keine Verlängerung, woraus geschlossen werden kann, daß sich die Oberseite desselben hierbei nicht

1) Aus Batalins Zahlen läßt sich eine durchschnittliche Verlängerung von etwa 6—7 % errechnen.

verkürzt. Die ursprüngliche schwache Rückwärtskrümmung des Medianus wird bei der Reizung verstärkt, dies sei aber nicht Ursache, sondern Folge der Krümmung der Blatthälften. Batalin beschreibt auch zum erstenmal die weiteren Veränderungen des Blattes, die nur dann eintreten, wenn ein verdaulicher Körper eingeschlossen wurde. In diesem Fall bleibt das Blatt bis zur beendeten Verdauung, oft zeitlebens, geschlossen. Dabei gehen wenige Stunden nach dem Fang folgende Veränderungen vor sich. Die früher gewölbten Blattflächen schließen sich unter Geradestreckung eng aneinander und pressen so den eingeschlossenen Körper zusammen. Infolge dieser Bewegung werden auch die Blattränder nach außen bewegt und die früher verschränkten Zähne derselben weichen auseinander und spreizen schließlich nach außen. Als Blatträuder bezeichne ich hier und später die außerhalb der peripheren Gefäßbündelanastomosen liegenden Randpartien, die, wie schon früher erwähnt wurde, an der Bewegung nicht aktiv beteiligt sind. Als Ursache der eben beschriebenen Geradestreckung faßt Batalin das Kontraktionsbestreben der durch die Zusammenziehung der Innenschichten gespannten Außenschichten auf. Denn die kurze Zeit (2—3 Stunden vom Beginn der Reizung gerechnet) sei „nicht genügend, um die Ausdehnung in einen Zuwachs zu verwandeln". Batalin hat dann noch einige Versuche ausgeführt, die, wie er selbst zugibt, ganz gegen seine Erwartungen ausfielen und im Widerspruch zu seiner Annahme stehen, daß die Bewegung durch Kontraktion der Blattoberseite zustande komme. Werden Streifen aus alten, nicht mehr reizbaren Blättern herausgeschnitten und in Wasser oder Glyzerin gelegt, so erfahren sie keine Veränderungen. Gleiche Streifen aus eben geschlossenen Blättern aber, rollen in Wasser ganz ein, wobei indessen der Blattrand unbeteiligt bleibt, in reines oder verdünntes Glyzerin gebracht, strecken sie sich gerade oder krümmen sich sogar etwas nach rückwärts. Sie haben dann ihre Turgeszenz verloren, erhalten sie aber, in Wasser gebracht, wieder und erfahren dann neuerdings die ursprüngliche Krümmung. Danach betrachtet Batalin Dionaea als „bis jetzt einziges Beispiel einer aktiven Gewebeverkürzung, sichtlich nicht verbunden mit Verlust an Turgeszenz und mit Verminderung der Spannung der sich zusammengezogenen Seite". Er sucht nach einer „Kraft", die die Kontraktion bewirken könnte und weist auf zwei Möglichkeiten hin, einmal, daß es sich um eine aktive Kontraktion von Zellen nach Art einer Muskelverkürzung handeln könne, oder um die Störung des ursprünglichen Gleichgewichts der Gewebespannung. Eine solche würde durch Ausscheidung von Wasser durch die Zellen der Blattoberseite

erfolgen und auf diese Weise ließe sich die Schließbewegung und das Einrollen in Wasser erklären. Aber der Ausfall des Glyzerinversuches mache diese Deutung unmöglich. Demnach verzichtet Batalin auf eine weitere Erklärung. Seinen ersten Gedanken hat später Macfarlane (1892) wieder aufgenommen, indem er „muskelähnliche Strukturen“[1]) im Blatte von Dionaea annimmt.

Ich habe im vorhergehenden die Ergebnisse der älteren Literatur ausführlich beschrieben, da die experimentell ermittelten Tatsachen ihre Gültigkeit behalten und bei einem Objekt, das wenigstens bei uns niemals in großer Menge erhältlich war, für jede weitere Untersuchung mit herangezogen werden müssen. Das, wie wir sahen, gänzlich negative Ergebnis aller älteren Erklärungsversuche veranlaßte mich in den Jahren 1913—14, in welchen mir schöne Exemplare der Pflanze in größerer Anzahl zur Verfügung standen, eine neuerliche Untersuchung des Bewegungsmechanismus unter Ausführung einiger bisher nicht vorgenommener Versuche vorzunehmen. Ich habe sie — in der Hoffnung durch weiteres Pflanzenmaterial auch weitere Klärung zu erreichen und infolge der Kriegsunterbrechung — seinerzeit nicht veröffentlicht. Meine Versuche führten mich, wie später näher auszuführen sein wird, zu der Überzeugung, daß nicht, wie bisher allgemein angenommen wurde, eine Kontraktion der Blattoberseiten die Bewegung verursache, daß diese vielmehr die Folge eines plötzlichen Ausdehnungsbestrebens eines inneren Schwellgewebes sei: Nach dem Krieg wurde ich mit einer Arbeit W. H. Browns (1916) bekannt, in der ähnliche Anschauungen vertreten werden. Dies und die Möglichkeit einige weitere ergänzende Beobachtungen zu machen, veranlassen mich, jetzt über meine Versuche zu berichten, wenn ich mir auch nicht verhehle, daß nur Beobachtungen an reichlicherem Material eine endgültige Lösung der Frage bringen können; solches scheint aber in absehbarer Zeit nicht erhältlich zu sein, wenigstens schlugen mir bisher alle Versuche, es zu erlangen, fehl.

Brown hat sich schon in einer früheren Untersuchung (1910) zusammen mit Sharp mit der Bewegung des Dionaea-Blattes beschäftigt und in dieser Arbeit u. a. die Angabe gemacht, daß heißes Wasser von 65° auf die Oberseite oder Unterseite des Blattes gebracht, dieses zusammenklappen läßt, eine Beobachtung, die mit der früher

1) „structures . . . which resembles animal muscles“, zit. nach Brown (1916). Die Arbeit MacFarlanes war mir nicht zugänglich. Vgl. auch das Referat im Bot. Zentralbl. 1893, Bd. LIV, S. 207.

angeführten Darwins zunächst im Widerspruch zu stehen scheint. In seiner zweiten Arbeit gibt er das Resultat zahlreicher Messungen wieder, die er nach der von Darwin und Batalin verwendeten Tuschepunktmethode ausgeführt hat. Wie letzterer findet er erhebliche Verlängerung der Blattunterseite nach der Reizung in jeder Richtung, die bald durch Wachstum fixiert wird. Es ist indessen nicht ganz richtig, wenn Jost (1923) sagt, „nach Brown erfolgt die Bewegung (des Blattes) durch ein verstärktes Wachstum der Unterseite". Vielmehr sagt dieser ausdrücklich „The closure of Dionaea leaves is due largely to an increase in the size of the cells of the ventral or convex region. This increase being due to stretching of the cell walls, which soon becomes fixed by growth", betont also ausdrücklich, daß erst Dehnung der Zellen dieser Seite erfolge, die später durch Wachstum fixiert werde, genau so wie dies schon Batalin angenommen hatte Auch über die Öffnungsbewegung ist er mit diesem Forscher gleicher Ansicht. Batalin machte dafür erneutes epinastisches Wachstum verantwortlich und Brown hat solches durch Markierungsversuche erwiesen. Die Oberseite verlängerte sich in der aktiven Zone bei der neuerlichen Öffnung dauernd um 9,3 und 9,6 % bei zwei Exemplaren. Die Verlängerung der Unterseite beim Zusammenschließen des Blattes ermittelte er im Durchschnitt zahlreicher Messungen mit 6,7 %, also ähnlich wie Batalin. Auch konnte er wie dieser zeigen, daß bei wiederholten Reizungen die Verlängerung immer geringer wird, so nahm sie bei einem dreimal gereizten Blatt von 13% auf 9% und 3,2% ab. Vergleichende Messungen ergaben ferner, daß das gereizte Blatt, gemessen an den Unterseiten, in seinem Wachstum ein ungereiztes um das 11,6 fache übertrifft, daß also eine erhebliche Beschleunigung des Wachstums eintritt. Ganz abweichend von Darwins und Batalins Angaben sind aber die Werte der Verkürzung der Blattoberseite beim Schließen, die von Brown mitgeteilt werden. Er fand bei gleicher Methodik (Beobachtung durch ein lange vorher herausgeschnittenes Blattfenster in der einen Spreitenhälfte) in drei Versuchen eine Verkürzung von nur 1,5, 0,6 und 2,5% in querer Richtung, also erheblich weniger wie Darwin. Er weist weiter darauf hin, daß die Punkte schon durch die Konkavität des Blattes die beim Schließen auf der Oberseite eintritt, zusammenrücken müssen und hält es demnach gar nicht für ausgeschlossen, daß sich ihre tatsächlichen Entfernungen auf der Blattfläche vielleicht sogar etwas vergrößern. Es ist klar,, daß Darwin und Batalin diesen wichtigen Punkt übersehen haben, wodurch auch die größeren Werte des erstgenannten an Be-

deutung verlieren. Vielleicht war bei Darwin nur die Krümmung erheblicher als in den Versuchen Browns. Es leuchtet ein, daß aus gleichem Grunde auf der konvexen Unterseite die Dehnung derselben geringer erscheint als sie tatsächlich ist, denn die Beobachtung der Punkte ergibt nur die Länge der Bogensehnen und nicht die der längeren Bogen. Brown ist demnach der Ansicht, daß die bisher angenommene Verkürzung der Oberseite gar nicht existiert, oder wenigstens so gering ist, daß sie keine Rolle spielt, und daß man demnach annehmen müsse, die Bewegung komme durch die tatsächlich nachgewiesene Expansion der Unterseite zustande. Er beschäftigt sich weiter mit den Möglichkeiten, die zu einer solchen führen können und findet folgende drei: 1. Plötzliche Zunahme des osmotischen Druckes der Zellen der Unterseite, verbunden mit Wasseraufnahme und Dehnung der Zellen, die später durch Wachstum fixiert wird. 2. Erhöhte Dehnbarkeit der Wände dieser Zellen nach der Reizung bei gleichbleibendem osmotischen Druck und dadurch ermöglichte Wasseraufnahme. 3. Abnahme des osmotischen Druckes der Oberseite verbunden mit Wasseraustritt aus deren Zellen und Aufnahme des Wassers durch die Zellen der Unterseite. Diese müßten dann vor der Reizung an Wasser ungesättigt sein. Woher in den beiden ersten Fällen das Wasser kommen soll, wird nicht gesagt, für den dritten Fall bezweifelt, daß die freiwerdende Wassermenge ausreicht, um die Dehnung der Unterseite zu erklären, wenn nicht nebenher noch eine der beiden ersten Möglichkeiten realisiert ist. Bevor Brown sich nun für eine derselben entscheidet, schildert er einen weiteren Versuch. Blätter werden in kochendem Wasser getötet, und zwar offene, eben geschlossene und länger geschlossene, dann in Alkohol, schließlich in Xylol übertragen; dabei öffnen sich die eben geschlossenen wieder unter meßbarer Verkürzung der Unterseiten, während die beiden andern unverändert bleiben. Erneutes Übertragen in Wasser führt bei ersteren wieder zum Verschluß. Brown sieht dies als Beweis dafür an, daß eben geschlossene Blätter auf der Unterseite nur gespannt und noch nicht durch Wachstum verlängert sind, im Gegensatz zu Blättern, die schon länger geschlossen sind und offenen Blättern, bei welchen beiden die Spannung durch Wachstum erloschen ist. Kann man ihm darin und in seinen bisherigen Schlüssen folgen, so muß man doch seine weitere Argumentation völlig ablehnen. Es ist klar, daß das Verhalten der eben geschlossenen Blätter im vorhergehenden Versuch nur durch Schrumpfung bei Entwässerung und Quellung bei erneuter Wasserzufuhr erklärt werden kann. Brown nimmt aber

osmotischen Druck und Turgor in den toten Zellen an, steigend bei Wasserzufuhr durch den dann gelösten Zucker der Zellen, sinkend durch Ausfallen des in Xylol unlöslichen Zuckers. Er setzt nämlich voraus, daß „the protoplasmic membranes had not been too greatly altered", wenn sie in kochendes Wasser getaucht werden. Die unter dieser Annahme weiter gezogenen Schlüsse, sind natürlich wertlos, so z. B. der, daß auf Grund des Versuches Änderungen in der Permeabilität des Plasmas für die Bewegung nicht von Bedeutung sein könnten, vor allem aber die Entscheidung, daß von den drei früher besprochenen Möglichkeiten die dritte zutreffen müsse. Sie wird in der Zusammenfassung folgendermaßen formuliert: „Stimulation appears to be immediately followed by a decrease in the osmotic pressure of the cells of the dorsal region, resulting in a passage of water from these cells to those of the ventral region." Zugunsten dieser Auffassung teilt Brown allerdings noch einen wichtigen Befund mit. Ungereizte Blätter sind fast stärkefrei, es finden sich höchstens geringe Mengen in der oberen Epidermis und den ihr nächstfolgenden Zellen. Ebenso verhalten sich gereizte Blätter unmittelbar nach dem Schließen. 15 Minuten später hingegen enthalten die Blattoberseiten, und zwar nur diese, reichlich Stärke. Brown vermutet, daß die Zuckerkonzentration infolge des Wasseraustritts nach der Reizung in diesen Zellen steigt und es infolgedessen zur Stärkebildung kommt, ähnlich wie dies für plasmolysierte Zellen bekannt geworden ist. Im Momente der Reizung werde demnach der Zucker vielleicht in eine weniger osmotisch wirksame Substanz „intermediate between sugar and starch" verwandelt und dies führe zum Wasseraustritt aus den Zellen.

Versuchen wir nunmehr die bisher mitgeteilten Experimente einander gegenüberzustellen, um zu sehen, was als sichergestellt zu betrachten ist, wo Widersprüche auftreten und was sich insgesamt aus ihnen ableiten läßt! Nicht zu zweifeln ist an der Verlängerung der Unterseiten unmittelbar nach der Reizung und daß diese, wenigstens nach einiger Zeit, irreversibel, also durch Wachstum fixiert ist. Dagegen scheint eine namhafte Verkürzung der Innenseiten, wenn man deren Konkavwerden berücksichtigt, tatsächlich nicht vorzuliegen. Somit wird die ältere Auffassung, daß durch aktives Kontraktionsbestreben dieser Seite die untere Seite passiv gedehnt wird, unhaltbar. Viel eher wird man sich der gegenteiligen Ansicht zuwenden wollen, daß eine Expansion der Unterseite die Bewegungsursache bildet. Dafür spricht nicht Browns unbeweisendes Experiment, wohl aber Munks Versuch mit Spalthälften und Batalins Versuch mit gereizten Blättern in

Wasser und Glyzerin. Zunahme der Krümmung in ersterem, Abnahme derselben in letzterem finden ihre Erklärung, wenn man als Bewegungsursache erhöhte Turgeszenz oder osmotische Dehnung der Blattunterseite annimmt. Dafür spricht weiter die lange Bewegungslosigkeit der von Darwin in Zuckerwasser getauchten Blätter, die wohl plasmolysiert waren. Dagegen spricht scheinbar, daß die Oberseite beim Schließen niemals Falten bildet. Solche werden indessen nicht auftreten, wenn die Oberseite vor der Reizung elastisch gespannt war, was nach anderwärtigen Erfahrungen sehr wahrscheinlich ist. Das Verhalten der Blätter gegenüber narkotischen Stoffen wird wohl hauptsächlich durch die Beeinflussung der sensitiven Prozesse, weniger durch eine solche der motorischen Prozesse bedingt. Starke Dosen, plötzlich zugeführt, wirken als Reiz, zunächst vielleicht nur auf die Fühlborste, die sich auch als plasmolytisch reizbar erwies. Der Bewegungsmechanismus ist in diesem Moment zwar schon geschädigt, aber noch nicht inaktiviert. Schwache Dosen wirken lähmend, stören entweder die sensitiven oder die motorischen Prozesse, oder beide. Ähnlich glaube ich die verschieden lautenden Angaben über die Wirkung kochenden und auch heißen Wassers verständlich machen zu können. Es ist möglich, daß solches Wasser, so wie es die Fühlborsten oder sonst empfindliche äußere Stellen trifft, die Reizbewegung auslöst und das Bewegungsgewebe erst etwas später affiziert wird. Dann müßten aber die Innenschichten das Bewegungsgewebe darstellen. Diese Erklärung gilt wohl sicher für die Fälle, in welchen Brown Ober- oder Unterseite mit Wasser von 65° in Berührung brachte und die Schließbewegung erfolgte. Das heiße Wasser wirkte hier ebenso wie ein anderer starker Reiz. Werden hingegen, wie dies Darwin tat, Blätter senkrecht in kochendes Wasser getaucht, so wird bei dieser plötzlichen allseitigen Erhitzung der Tod aller Zellen sofort eintreten, der sensitive und der motorische Apparat werden gleichzeitig vernichtet. Wäre indessen Kontraktion der Zellen der Oberseite alleinige Bewegungsursache, so müßte in kochendem Wasser stets Schließen des Blattes eintreten. Was die allmähliche Wiederöffnung des Blattes betrifft, so ist nicht daran zu zweifeln, daß sie durch Wachstum der Oberseite, also durch Epinastie, erfolgt. Bei Reizung ohne Verdauung führt diese Epinastie bald wieder zur Öffnung des Blattes. Findet aber Verdauung statt, so erscheint als Folge des Wachstums der Oberseiten nur die allmähliche Abflachung der zunächst gewölbten Spreitenhälften. Die Öffnung des Blattes wird dabei wohl durch die stets erneute chemische Reizung verhindert. Über Wachstums- oder Spannungs-

änderungen an allein chemisch gereizten Blättern liegen bis heute Angaben nicht vor.

Unsere vergleichende Betrachtung der bisher erhaltenen Versuchsergebnisse ergibt als wesentlichstes Resultat die Wahrscheinlichkeit, daß die Bewegung durch Expansion gewisser Gewebe, nicht aber Kontraktion solcher verursacht werde. Lassen sich nun tatsächlich Beweise für diese Annahme erbringen?

Bevor ich meine Versuche schildere, sei der anatomische Bau des Blattes[1]) kurz besprochen und der Versuch gemacht, die Funktion der vorhandenen Gewebe aus ihrem Bau abzuleiten. Beide Epidermen bestehen aus langgestreckten, oberseits kürzeren, unterseits typisch prosenchymatischen Zellen, die senkrecht zur Mittelrippe und zum Blattrand verlaufen, somit parallel zur Krümmungsebene liegen. Am Querschnitt erscheinen die Lumina isodiametrisch, sie sind sehr klein, enthalten ziemlich reichlich Protoplasma und darin zahlreiche auf der Innenwand gelagerte Chlorophyllkörner. Die Außenwand ist beiderseits derb, auf der Blattoberseite indessen erheblich stärker als auf der Unterseite. Letztere führt Spaltöffnungen. Die Epidermiszellen haben also durchaus den Charakter mechanischer Zellen, sie erinnern sehr an die bei vielen aufspringenden Trockenfrüchten beobachteten Epidermen, die dort als Widerlager für die Quellungs- bzw. Schrumpfungsgewebe dienen. Als Wasserspeicher kommen sie keinesfalls in Betracht, dazu ist ihr Lumen zu klein. Auf die verschiedenen Trichome ist hier nicht einzugehen, da sie für die Bewegungsmechanik bedeutungslos sind. Zwischen den Epidermen befindet sich ein Parenchym aus schlauchförmigen Zellen, die nur lose miteinander verbunden sind, dabei aber keine größeren Interzellularräume zwischen sich frei lassen. Die Längsachse dieser sehr zartwandigen Zellen verläuft parallel den Epidermiszellen, also gleichfalls senkrecht zum Medianus. Unter der oberen Epidermis findet sich eine, über der unteren finden sich zwei bis drei Lagen kleinerer solcher Zellen, die im wandständigen Plasma reichlich Chlorophyllkörner enthalten. Die Blattmitte wird von großen Schläuchen eingenommen, die fast ganz von Zellsaft erfüllt sind. Im entspannten Zustand (Alkoholmaterial) sieht man am Oberflächenschnitt, daß alle diese Zellen, besonders die äußeren, flach S-förmig gekrümmt oder stellenweise eingestülpt sind. Der Blattrand enthält nur kleinere solche Zellen, die ziemlich reichlich Chlorophyll führen, in typischer Ausbildung und in

1) Vgl. auch die Arbeiten von De Candolle (1876), Kurtz (1876), und Fraustadt (1876).

mehreren Reihen nebeneinander füllen die Schlauchzellen den dicken mittleren Teil des Blattes (Fig. 1) und reichen bis zum Medianus. Aber auch unter jedem Randzahn liegt ein Polster solcher Zellen. Sie treten weiter auf der Oberseite der Mittelrippe auf. Hier bilden sie über dem Gefäßbündel mehrere Etagen, sind in dessen Nähe und unter der oberen Epidermis fast kugelig, dazwischen aber wieder schlauchförmig und senkrecht zum Gefäßbündel gestreckt. Vom Medianus ziehen zahlreiche Gefäßbündel etwa parallel zueinander in die Spreitenhälften und bilden gegen den Blattrand zu Verbindungsschleifen. Das Hadrom dieser Bündel ist im Blatt dessen Oberseite etwas genähert. Das innere Parenchym zeigt also nicht die Merkmale eines typischen Assimilationsgewebes, sondern, besonders im zentralen Teil, die eines Wasserspeichers. So führt die anatomische Betrachtung des Blattes zu der Ansicht, daß dieses ein zentrales Schwellgewebe besitze, dem beiderseits kräftige Epidermen als Widerlager dienen. Beiderlei Elemente sind in der Hauptspannungs- bzw. Zugrichtung gestreckt.

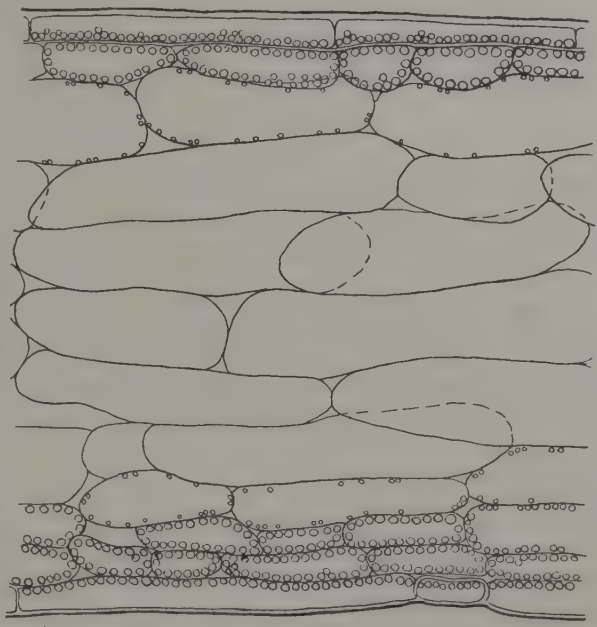


Fig. 1. Querschnitt aus dem mittleren Teil des Blattes, senkrecht zur Mittelrippe geführt.

Es läßt sich nun zunächst leicht zeigen, daß im gereizten Blatt das Innengewebe tatsächlich ein sehr erhebliches Expansionsbestreben besitzt. Von einem eben geschlossenen Blatt wurden mit einem scharfen Messer dünne Außenlamellen abgetragen, die aus der Epidermis und einigen darunter befindlichen Zellen bestanden. Sie krümmten sich schon im Schneiden sehr stark, und zwar so, daß die Epidermis die konkave

Seite einnahm, und rollten sich schließlich ganz ein. Diese Krümmung ist nicht nur die Folge eines Kontraktionsbestrebens der Epidermis, wie man zunächst annehmen möchte, denn der Schnitt streckt sich in 5%iger KNO_3-Lösung alsbald ganz gerade. Somit ist die Einrollung durch starke Expansion der Innenzellen hervorgerufen und kann durch deren Plasmolyse wieder rückgängig gemacht werden, was eine erhebliche Elastizität der Zellwände voraussetzt. Werden von einem eben geschlossenen Blatt in gleicher Weise Innenlamellen, bestehend aus innerer Epidermis samt einigen darunter liegenden Zellen, abgetragen, so rollen auch diese vollständig ein, wobei wieder die Epidermis konkav wird. In 5% KNO_3 erfolgt auch hier Geradestreckung, die aber nicht vollkommen erreicht wird, vielmehr bleibt eine schwache Krümmung erhalten. Ungespaltene Stückchen eines eben geschlossenen Blattes erfahren, in Wasser gebracht, verstärkte Krümmung, in 5% KNO_3 erfolgt allmähliche Streckung. Eine abgeschnittene Blatthälfte krümmt sich sehr stark ein, noch stärker, wenn sie in Wasser gebracht wird. 20 Minuten lang in 50% Glyzerin gelegt, wird sie vollkommen flach. Durch Plasmolyse flach gewordene Außen- und Innenlamellen, Blattstücke oder Blatthälften krümmen sich sofort wieder bis zu stärkstem Ausmaß, wenn sie neuerdings in Wasser übertragen werden. Es unterliegt also gar keinem Zweifel, daß die Innenschichten ein Schwellgewebe darstellen, das bei Wasseraufnahme die Krümmung herbeiführt. Seine Membranen sind außerordentlich elastisch dehnsam. Betrachtet man einen Blattquerschnitt in Wasser und mißt man die jetzt in Längsansicht erscheinenden Schwellgewebszellen, plasmolysiert dann mit 5% KNO_3 und mißt man hierauf neuerdings, so konstatiert man eine Verkürzung der Zellen um 16—21%. Auch in querer Richtung kontrahieren sie sich erheblich und scheinen allseits etwa gleich elastisch dehnsam zu sein. Ihre vorwiegende Streckung senkrecht zum Medianus bedingt demnach allein, daß Streckung und Verkürzung der Spreitenhälften gleichfalls in einer zu diesem senkrechten Richtung erfolgen. Die Plasmolyse der Schwellgewebszellen ist in 5% KNO_3 noch eine geringe, somit der osmotische Druck ihres Inhaltes ein sehr erheblicher. Bei völliger Dehnung der Zellen und der damit verbundenen Wasseraufnahme wird der osmotische Druck entsprechend der Volumvergrößerung geringer. Im intakten Blatt verhindern aber die Epidermen und das Zusammenstoßen der Blatthälften die völlige Expansion des Schwellgewebes. Somit drückt dieses die Hälften mit großer Kraft zusammen. Dieser Druck ist auf etwa 4% KNO_3 oder 14 Atmosphären zu schätzen, da 3,5% KNO_3 ein gekrümmtes Blattstück noch nicht zur Gerade-

streckung veranlaßt. Der letztgenannte Wert plasmolysiert an Schnitten eben die Zellen der inneren Epidermis, aber noch nicht die der äußeren; letztere scheinen also an gereizten Blättern gleichfalls unter hohem Druck zu stehen. Die innere Epidermis ist zweifellos das eigentliche Widerstandsgewebe. Sie eignet sich hierzu durch die Dicke ihrer Membranen, durch die Streckung ihrer Zellen in der Hauptzugrichtung, durch mäßige Dehnsamkeit ihrer Membranen und durch geringeren osmotischen Druck gegenüber dem Expansionsgewebe. Den Widerstand dieser Epidermis kann das Schwellgewebe nicht überwinden, es ist nicht imstande, sie erheblich zu dehnen. Selbst in plasmolytisch entspannten Schnitten zeigt sich diese kürzer als das Schwellgewebe. Auch die äußere Epidermis zeichnet sich gegenüber dem Schwellgewebe durch derbe Membranen und prosenchymatische Streckung der Zellen in der Zugrichtung aus. Auch sie bildet ein Widerlager, doch ist sie im Gegensatz zur inneren Epidermis außerordentlich dehnsam [1]), auch gegenüber dieser mit höherem osmotischen Druck begabt. Da sie sich an befreiten Lamellen gegenüber den Innenlamellen verkürzt, muß sie geringeren osmotischen Wert oder größeren elastischen Widerstand der Membranen besitzen als diese. Nach dem früher Gesagten dürfte vorwiegend letzteres der Fall sein. Im intakten Blatt wird die Außenepidermis bei der Reizbewegung erheblich gedehnt und die Verlängerung bald durch Wachstum fixiert, wobei wieder Entspannung eintreten muß. Ebenso reagiert die innere Epidermis auf die Zugspannung mit erneutem Wachstum, jedoch sehr langsam. So wird auch sie allmählich entspannt und es kommt zur Öffnung, die einen neuen Gleichgewichtszustand der Gewebespannung darstellt.

Auch die Mittelrippe befindet sich nach der Reizung in starker turgeszenter Spannung. Werden beide Spreitenhälften am Medianus abgeschnitten, so bleiben die diesem anhaftenden Reste geschlossen und wie dieser starr. 20 Minuten in 50% Glyzerin getaucht wird das ganze Gewebe des Medianus weich. Erhöhte Turgeszenz der Schwellzellen des Medianus vergrößert den Abstand der Epidermen, da die Längsachse der Schwellzellen senkrecht zu dieser steht. Da nun der Medianus schon vor der Reizung etwas nach rückwärts gebogen ist, wird die obere konvexe Epidermis bei der Schwellung in der Längsrichtung des Medianus verlängert und dabei gespannt. Im Einklang damit verlaufen hier die Epidermiszellen nicht wie auf den Spreitenhälften quer, sondern sie sind isodiametrisch oder etwas parallel zum Medianus, also in der

1) Ob nur elastisch oder auch plastisch konnte ich bisher nicht sicher entscheiden.

Zugrichtung gestreckt. Daß die Unterseite des Medianus sich nicht verlängert, sondern, wie Batalin zeigte, etwas stärker in der früheren Richtung krümmt, erklärt sich daraus, daß das Schwellgewebe exzentrisch über dem großen Gefäßbündel liegt und dabei die Zellreihen zu ihm konvergieren. Das Gefäßbündel wirkt hier vermutlich mit als Widerlager, vielleicht haben auch die in den Spreiten gleichfalls der konkaven Seite mit ihrem Hadrom etwas genäherten kleinen Bündel gleiche Bedeutung. Daß der geschilderte Vorgang, der im ganzen eine stärkere Krümmung der Mittelrippe im ursprünglichen Sinn bewirkt, damit den Spreitenschluß befördert, hat bereits Batalin an einem Modell gezeigt (l. c. S. 132—133). Da die Blätter im Moment der Reizung sofort nach innen konkav werden, wenn sie es nicht schon früher sind, fällt das von ihm geäußerte Bedenken fort.

Die vorstehend vertretene Auffassung läßt sich durch weitere Versuche bekräftigen. Wird ein gut entwickeltes offenes Blatt auf der Oberseite der Spreite vorsichtig mit 50% Glyzerin bedeckt, so schließt es sich nicht. Das müßte aber offenbar der Fall sein, wenn die Bewegungsursache in einer Turgorabnahme der oberen Zellen bestände. Nach 25 Minuten wurde ein so bedecktes Blatt durch Verbiegen einer Borste gereizt. Es schloß sich sehr langsam, die Bewegung wurde auch nicht beschleunigt, wenn weitere Borsten verbogen wurden.

Ein offenes Blatt wurde auf der Ober- und Unterseite mit 50% Glyzerin bedeckt. Nach 10 Minuten war es noch offen und als nun die Borsten mehrfach verbogen wurden, trat gleichfalls kein Verschluß ein. Die Borsten waren hier wie oben frei von Glyzerin, die Störung mußte also am Bewegungsmechanismus liegen. Schließlich wurde das Blatt durch einen Schnitt in der Mittelrippe verletzt. Jetzt schloß es sich ganz langsam und unvollkommen. Nun wurde das Blatt in Wasser gelegt und darin die Nacht über belassen. Am Morgen war es völlig und fest geschlossen.

Ein geschlossenes Blatt wurde in Glyzerin getaucht und bis zur gänzlichen Plasmolyse darin belassen. Es öffnete sich hierin nicht von selbst, setzte aber der Öffnung keinerlei Widerstand entgegen und die Spreitenhälften verweilten in jeder ihnen erteilten Lage. Nur ein gänzliches Flachlegen wird durch die auch jetzt noch erhaltene Krümmung des Medianus verhindert. Ein nach Verdauung geöffnetes, nicht reizbares, aber turgeszentes Blatt blieb plasmolysiert unverändert und ließ sich jetzt leicht schließen.

Schließlich seien noch einige Tötungsversuche durch Erhitzen beschrieben. Dabei ist, wie schon früher ausgeführt wurde, zu berück-

sichtigen, daß zwei Fälle unterschieden werden müssen. Einseitige Erhitzung, der die Tötung der inneren Gewebe erst etwas später nachfolgt, wirkt als starker Reiz und führt zu sofortigem Verschluß. Dies tritt ein, wenn man offene Blätter so auf kochendes Wasser fallen läßt, daß sie mit der Unterseite auftreffen. Auch ein nach Verdauung geöffnetes, durch Verbiegen der Borsten nicht reizbares Blatt schloß sich, so behandelt, etwa zur Hälfte. Daß es sich in diesen Fällen um eine durch den starken Reiz ausgelöste Bewegung handelt und nicht um ein Schließen infolge Turgorverlust der Oberseite, geht zwingend aus den früher beschriebenen Versuchen hervor, in welchen bloße Plasmolyse ohne Reizung nicht zum Schließen des Blattes führte. Werden hingegen Blätter plötzlich allseits erhitzt und so etwa gleichzeitig alle Zellen getötet, so wird der Mechanismus gleichzeitig mit der Sensibilität zerstört. Das ist der Fall, wenn man Blätter senkrecht über kochendes Wasser in den heißen Dampf hält. Sie schließen sich dann nicht. Ebenso bleiben sie offen, wenn man sie über eine Gasflamme hält. Sie spreizen hier sogar im Momente des Todes recht erheblich. Dies tun auch Blätter, die vorher durch kochendes Wasser getötet worden waren. Dies läßt, wie auch Darwins und Munks ähnliche Beobachtung, den Schluß zu, daß im offenen Blatt die untere Epidermis elastisch gespannt war und zeigt neuerdings die starke Dehnbarkeit dieser Zellen. Im Gegensatz hierzu vollführen die reizbaren Filamente von Berberis, Sparmannia und Helianthemum-Arten, wenn man sie durch kochendes Wasser, heißen Wasserdampf oder heiße Luft tötet, stets die Reizbewegung, da ihre Mechanik in einem Erschlaffen der Gewebe auf der reizbaren bzw. gereizten Seite besteht. Darauf tritt überall eine schwache gegensinnige Bewegung auf, wahrscheinlich auf Grund des Zuges der bei der Bewegung stark gespannten Epidermen der Konvexseiten.

Die von Munk zuerst beobachtete selbständige Bewegung der Blattzähne wird durch entsprechende Expansion ihrer Schwellpolster unter Gegenwirkung der Epidermen bewirkt, und bei Dauerreizung später durch epinastisches Wachstum wieder ausgeglichen.

Ich glaube im vorstehenden gezeigt zu haben, daß sich eine Blatthälfte von Dionaea im großen so verhält, wie eine Spaltöffnungsschließzelle im kleinen. Steigender Druck und Ausdehnungsbestreben im Innern, schwächerer Widerstand der Rückenseite, stärkerer der Bauchseite führen zur Krümmung. Alleinige Kontraktion der Oberseiten kann keinesfalls in Frage kommen, auch nicht Wasserabgabe des oberen Parenchyms an das untere, wie Munk und Brown gedacht haben.

Denn das ganze Parenchym nimmt unter elastischer Dehnung begierig Wasser auf, Differenzen im osmotischen oder Turgordruck seiner Zellen lassen sich nicht beobachten und schließlich führt alleinige Plasmolyse der Oberseite nicht zum Verschluß, was nur so zu erklären ist, daß die dadurch ihres Wassers beraubten Zellen auf der anderen Seite solches den Nachbarzellen der Unterseite entnehmen, so daß es wohl zu einer Gesamtwasserabgabe kommt, nicht aber zu einseitiger Herabsetzung des Turgors. Der Gesamtabgabe entspricht die Verlangsamung der Bewegung.

Meine Auffassung erfährt weiter eine ausgezeichnete Bestätigung durch die anatomischen Verhältnisse, die wir am Blatt von Aldrovandia vesiculosa finden. Hier liegen, wie schon aus der ausgezeichneten Darstellung Casparys hervorgeht und von Fenner und Haberlandt bestätigt wurde, zwischen den beiden Epidermen, die in Bau und Richtung denen von Dionaea durchaus entsprechen, in der sich bewegenden Zone lange schlauchförmige Parenchymzellen in einer einzigen Lage. Ein Wasseraustausch zwischen seitlich benachbarten Parenchymzellen, wie ihn Munk und Brown für Dionaea angenommen haben, ist also hier ganz unmöglich, dagegen läßt sich meine Erklärung auch für Aldrovandia ohne weiteres anwenden. Ich hoffe dies bald experimentell bestätigen zu können. Auf Grund des anatomischen Baues möchte ich weiter annehmen, daß auch bei Drosera die Dinge ähnlich liegen. Denn eine anatomische Untersuchung des Blattes von Drosera rotundifolia zeigte mir, daß auch hier das Blattinnere lose verbundene Schlauchzellen enthält, die im Oberflächenschnitt wieder die S-förmige Form zeigen, wenn man Alkoholmaterial untersucht. Da das Blatt vorwiegend Längskrümmung erfährt, ist es verständlich, daß hier sowohl Schlauchzellen als auch die Epidermen im Blatte längs orientiert sind. Wieder ist die obere Epidermis kräftiger und kurzzelliger als die untere. Die Schlauchzellen treten auch in die großen randständigen Tentakel ein und finden sich in ihrer ganzen unteren beweglichen Zone, während sie oben in ein fester gefügtes Parenchym kleinerer Zellen übergehen. Die unbeweglichen mittelständigen Tentakel dagegen besitzen nur die letztgenannte Form. Daß die beweglichen Tentakel eine dauernde Verlängerung erfahren, wenn sie gereizt werden, also wachsen, hat Hooker (1916) wenigstens für chemische Reizung erwiesen. Das Endresultat ist also dasselbe wie bei Dionaea und vielleicht ergibt eine genauere Untersuchung, daß auch die ersten Vorgänge ähnlich verlaufen.

Ob noch andere Bewegungserscheinungen der Pflanzen sich in ihrer Mechanik an die Droseraceen anschließen lassen, sei dahingestellt.

Man wird am ehesten an jene Ranken denken, die bei der Reizung Wachstumskrümmungen erfahren. Ich möchte hier nur noch bemerken, daß die Verhältnisse bei Dionaea, nämlich plötzliche Wasseraufnahme durch ein Schwellgewebe, eine neue Erklärungsmöglichkeit für das Verhalten der sogenannten Explosionsmechanismen (Cyclanthera, Ecballium Elaterium, Impatiens u. a.) bieten. Hier führt sehr oft geringste Berührung oder Erschütterung zur Explosion und es drängt sich der Gedanke auf, daß auch hier die Schwellgewebe reizbar seien und sich ähnlich wie die von Dionaea verhielten. Daß es schließlich auch ohne Berührung nach gänzlichem Zerfall der Trennungsgewebe zur Explosion kommen kann, spricht noch nicht dagegen.

Ungelöst bleiben für Dionaea zwei weitere Fragen: woher nehmen die Schwellgewebszellen bei der Reizung das Wasser und was veranlaßt sie plötzlich zur Wasseraufnahme? Ich will nur kurz auf die nächstliegenden Möglichkeiten hinweisen. Das Wasser kann wohl nur aus dem reich entwickelten Gefäßbündelsystem stammen, das alle Teile der Spreite durchzieht, auch in die Blattzähne eintritt. Die Epidermen mit ihren schmalen, niedrigen Zellen reichen dafür sichtlich nicht aus, auch haben sie hohe osmotische Werte und ihre Zellen sind nach der Reizung noch völlig turgeszent. Was den zweiten Punkt betrifft, so käme Wasserauspressung aus den Gefäßen oder Saugung durch das Parenchym in Frage. Erstere ist schon deshalb unwahrscheinlich, weil auch an der Einschnürungsstelle abgeschnittene Spreiten noch reagieren. Auch müßten dann wohl die Gefäßbündel reizbar sein, was im Widerspruch mit der Erfahrung steht. Für die erhöhte Saugkraft der Schlauchzellen kann wohl nur Erhöhung des osmotischen Druckes im Zellsaft verantwortlich gemacht werden. Andere Möglichkeiten, wie plötzliche Erhöhung der Dehnbarkeit oder plötzlich erleichterte Durchlässigkeit der Plasmahaut für Wasser kommen kaum in Frage. Dagegen bietet die Vorstellung keine allzu große Schwierigkeit, daß als erster Erfolg der Reizung in den Zellen des Bewegungsgewebes Umsetzungen stattfinden, die den osmotischen Druck erhöhen, also etwa ein Zerfall höher molekularer Verbindungen in solche mit kleineren Molekülen.

Zusammenfassung.

1. Der anatomische Bau des Blattes läßt erkennen, daß die Mitte desselben von einem Schwellgewebe schlauchartiger, senkrecht zum Medianus verlaufender Zellen erfüllt ist. Die Epidermen bilden dazu ein Widerlager mechanischer langgestreckter Zellen, die in gleicher Richtung verlaufen. Der Medianus besitzt über dem exzentrisch auf

der Unterseite verlaufenden Gefäßbündel das gleiche Schwellgewebe. Seine Elemente stehen mit ihrer Längsrichtung senkrecht zum Bündel, die darüberliegende Epidermis ist hier isodiametrisch oder verläuft parallel dem Medianus.

2. Äußere oder innere Lamellen eines gereizten Blattes rollen sich so ein, daß die Epidermen konkav werden, Blattstücke oder Blatthälften krümmen sich stark nach innen. Bei allen diesen Stücken schreitet die Krümmung bei Übertragung in Wasser erheblich fort. Plasmolyse bewirkt den Rückgang der Krümmung.

3. Ganz offene Blätter, oberseits oder beiderseitig plasmolysiert, schließen sich nicht, auch bei nachfolgender Reizung der intakten Fühlborsten nicht oder im ersten Fall ganz langsam.

4. Plötzlich durch allseitiges Erhitzen getötete Blätter schließen sich nicht.

5. Die Bewegung kann somit keinesfalls das Ergebnis einer Turgorsenkung in irgendwelchen Teilen sein.

6. Die Bewegung erfolgt vielmehr durch Turgorzunahme im Schwellgewebe, dessen dünne Membranen sich bis zu 20 % ihrer ursprünglichen Länge elastisch dehnen lassen. Der im Zellverbande wirksame osmotische Druck dieser Zellen beträgt mindesten 14 Atmosphären und ist größer als der der oberen Epidermen.

7. Die Schließbewegung erklärt sich daraus, daß die untere Epidermis dem Ausdehnungsbestreben der Schwellschicht nachgibt und sich beträchtlich (mindestens um 6—7 %) verlängert, während die derbere obere Epidermis sich nicht oder kaum dehnen läßt. Infolgedessen muß jede Spreitenhälfte sich nach innen krümmen. Die gleichzeitig erfolgende Krümmungszunahme des Medianus in der schon ursprünglich vorhandenen Richtung (nach unten bzw. hinten) trägt zum Verschluß mit bei.

8. Die Dehnung der unteren Epidermis wird nach früheren Autoren bald durch hyponastisches Wachstum fixiert, die Wiederöffnung durch allmähliches epinastisches Wachstum bewirkt.

9. Es ist anzunehmen, daß das Schwellgewebe das nötige Wasser aus dem Gefäßbündelsystem erhält, weiter, daß im Moment der Reizung die osmotische Saugkraft des Schwellgewebes zunimmt, vielleicht durch plötzlichen Zerfall hochmolekularer Stoffe in solche mit kleineren Molekülen.

Rostock, Botanisches Institut der Universität, Juni 1924.

Literaturübersicht.

Batalin, A. (1877), Mechanik der Bewegungen der insektenfressenden Pflanzen. Flora, Bd. 60 (neue Reihe 35).

Brown, Wm. H. and L. Sharp (1910), The closing response in Dionaea. Botanical Gazette, Bd. 49.

Brown, Wm. H. (1916), The mechanism of movement and the duration of the effect of stimulation in the leaves of Dionaea. American Journal of Botany, Vol. III.

Candolle, C. de (1876), Sur la structure et les mouvements des feuilles du Dionaea muscipula. Arch. des sciences phys. et nat. Genève, Nouv. Pér., T. 55.

Caspary (1859), Aldrovandia vesiculosa Monti. Botan. Zeitung, Bd. 17.

Darwin, Ch. (1875), Insectivorous plants. London 1875; übersetzt von Carus, Stuttgart 1876.

Fenner, C. A. (1904), Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwg. und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora, Bd. 93.

Fraustadt, A. (1876), Anatomie der vegetativen Organe von Dionaea muscipula Ell. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. II.

Haberlandt, G. (1901), Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901.

Hooker, H. D. (1916), Physiological observations on Drosera rotundifolia. Bull. Torrey botan. Club 43.

Jost, L. (1923), Pflanzenphysiologie. Bd. II, 4. Aufl., Jena 1923.

Kurtz, F. (1876), Zur Anatomie des Blattes der Dionaea muscipula. Archiv für Anatomie, Physiologie u. wiss. Medizin, hrsg. v. Reichert u. Du Bois-Reymond, Jahrg. 1876.

Macfarlane, J. M. (1892), Contributions to the history of the Dionaea muscipula Ellis. Contributions of the Bot. Lab. of the Univ. of Pensylvania, Vol. I.

Meyen, F. J. F. (1839), Neues System der Pflanzenphysiologie. Bd. III, Berlin 1839, S. 543—550.

Munk, Hermann (1876), Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der Dionaea muscipula. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1876

Sanderson, Burdon, J. (1873—74), Proc. Royal Society, Vol. XXI, Nature, Vol. 10 u. a.

Zwei in histologischer und biologischer Hinsicht bemerkenswerte Früchte von Fumariaceen.

Von **E. Heinricher.**

Mit 7 Abbildungen im Text.

Der eine Fall betrifft Adlumia cirrhosa und ist von mir schon in einer gesonderten Abhandlung eingehend besprochen worden[1]). Ich verweise das Biologische betreffend auf diese, erlaube mir aber, das Histologische hier kurz zu wiederholen und an der Hand einiger kopierter Abbildungen in der Figur 1 zu illustrieren, da die kleine Studie gänzlich in Vergessenheit geraten ist. Es handelt sich um eine sehr interessante Umgestaltung, welche die innere Epidermis des jungen Fruchtknotens während der Entwicklung zur reifen Frucht erfährt. Die ursprünglich lückenlos zusammenschließenden Zellen der inneren Epidermis (1 a) treten bald in Interzellularenbildung ein (1 b) und nimmt diese Interzellularenbildung bald exzessiv zu, wie 1 c im Flächenbilde, 1 d am Querschnitt durch das dünne Fruchtblatt, zeigen. Zur Zeit der Reife ist aus der ursprünglichen Epidermis das lose Gitterwerk hervorgegangen, von dem Fig. 1 e ein Bruchstück zur Ansicht bringt. Die schmalen, ziemlich dickwandigen, verholzten und getüpfelten Zellen lassen ihre Herkunft aus Epidermiszellen wohl nicht erraten, sie nehmen auch weniger Raum ein als die Interzellularen, deren Entwicklungsgang wir verfolgt haben.

Vor kurzem hat Knoll[2]) eingehend „über die Lückenepidermis der Arum-Spatha“ berichtet und in der Zusammenfassung gesagt: „Die Lückenepidermis der Arum-Spatha ist bis jetzt die einzige Angiospermenepidermis, bei der eine regelmäßige Durchlochung ohne Vermittlung von Schließzellen sicher nachgewiesen wurde.“ Meine Mitteilung über Adlumia war ihm entgangen. Bei ihr ist zwar die Interzellularenbildung

1) E. Heinricher, Über einen eigentümlichen Fall von Umgestaltung einer Oberhaut und dessen biologische Deutung. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Klasse 1890, XCIX, Abt. I, 15 S., 1 Taf.

2) Österreichische Botanische Zeitschrift, LXXII, Jahrg. 1923, S. 246—254, 1 Textbild.

viel mächtiger als an der Innenepidermis der Arum-Spatha, allerdings sind jedoch die beiden Fälle wesentlich unterschieden. Bei Adlumia vollziehen die Epidermiszellen der Kapselinnenwand einen völligen Funktionswechsel, es geht ihnen der Epidermischarakter vollständig verloren, bei der Arum-Spatha hingegen funktioniert die Epidermis im fertigen Zustand doch noch als solche, sie hat durch Einschaltung von Kantenlücken nur die Möglichkeit eines Gasaustausches mit den Interzellularen des Spatha-Mesophylls durchgeführt. Beide Fälle für den Histologen gewiß lehrreich und von großem Interesse.

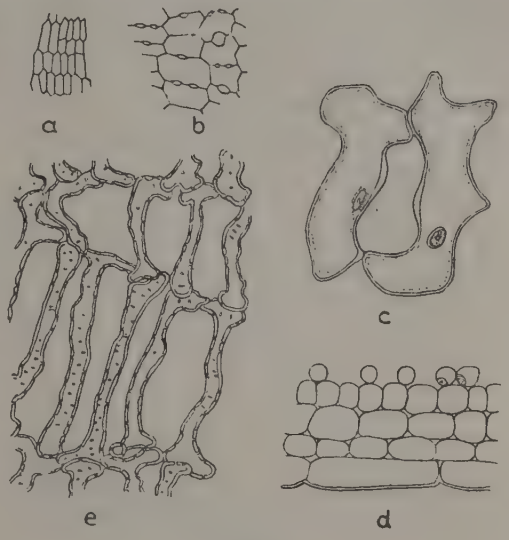


Fig. 1.

Der zweite Fall betrifft die blasig aufgetriebene Kapsel von Corydalis vesicaria (L) Pers (Cysticapnos Börh.) und allem Anschein die ganze Sect. II, „Phacocapnos Bernh.“, deren Arten unter diesem Namen als eigene Gattung geführt wurden. Nach Prantls[1]) Bearbeitung der Papaveraceae (inkl. Fumariacae), sollen zu ihr vier am Kap beheimatete, einjährige Arten mit „rankendem Stengel“ gehören.

Fig. 2.

Hier ist es vor allem das Mesophyll, das einen außergewöhnlichen Entwicklungsgang nimmt. Das Ergebnis meiner Untersuchung soll im folgenden beschrieben werden, doch will ich die Beschreibung der reifen Frucht voranschicken.

1) Natürliche Pflanzenfamilien 1891, III. T., 2. Abt., S. 144.

Fig. 2a skizziert ein Stück eines Sprößchens mit zwei jüngeren Früchten, 2b eine erwachsene, lokulicid aufgesprungene Kapsel. Fig. 2c endlich die eine Kapselhälfte, von innen gesehen, mit den beiden verschrumpften Plazenten und verschrumpften Resten der Innenepidermis der Fruchtblätter. An den Plazenten haften die zahlreichen schwarzen und glänzenden Samen. Die Plazenten verbleiben bei der Teilung der Kapsel stets in der einen Hälfte zurück Das Stielchen der Kapsel setzt sich in einem stärkeren Leitstrang bis an den Grund der Plazenten

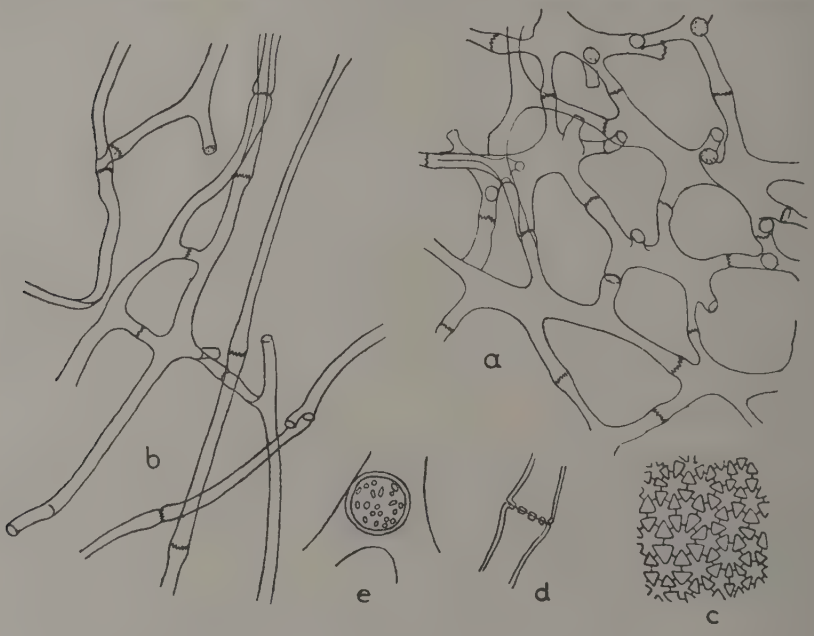


Fig. 3.

fort. Die seitlichen zarten Linien entsprechen gezerrten, zum Teil durchrissenen Gefäßbündeln. Das Interessanteste enthält unsere Abbildung nicht, da keine Feder zart genug ist, das zur Darstellung zu bringen. Unter den zarten Strängen und den Plazenten ist der Raum erfüllt von einem dünnen Flaum, etwa sehr lockerer Baumwolle oder dem lockeren Pelz eines Pilzmycels entsprechend. Es war von vornherein wahrscheinlich, daß dieser Flaum durch exzessives Wachstum des Mesophylls zustande kommt. Proben dieses an Baumwolle erinnernden Gewebes bringt bei nur 60facher Vergrößerung Fig. 3[1]). Teils macht es den

1) Zu bemerken ist, daß meine Originalbilder bei der Wiedergabe im Verhältnis von 4:3 verkleinert wurden, was bei den anatomischen zu beachten ist.

Eindruck eines riesigen Sternparenchyms (3 a), teils tritt die Armbildung und Verzweigung zurück und sind die Zellen durch besondere Längsentwicklung ausgezeichnet (3 b). Letzteres anscheinend besonders bei den den Leitsträngen genäherten Partien. (Zur besseren Illustration der Größenverhältnisse ist in Fig. 3 c bei gleicher Vergrößerung das typische Sternparenchym aus einem Iuncushalm mit aufgenommen.) Wo Zellen aneinanderstoßen, ist die trennende Querwand etwas verbreitert und reiche Tüpfelbildung für den erleichterten Stoffverkehr vorhanden. Unschwer erfolgt an diesen Querwänden die Trennung der Zellen voneinander. Fig. 3 d zeigt eine solche Querwand im optischen Längsschnitt, 3 e von der Fläche (Vergr. 220).

In den Zellen, die völlig entleert erscheinen, sind oft Luftblasen vorhanden. Die Wandungen sind ziemlich dick, bestehen aus einem Gemenge von Pektinstoffen und Zellulose, mit Vorwiegen der ersteren. Das bedingt, daß mit Chlorzinkjod die Zellulosereaktion nicht gelingt, sondern die Zellen einen gelben oder braungelben Farbenton annehmen. Hingegen kommt die Zellulosereaktion auf Anwendung von Jod und H_2SO_4 deutlich zum Ausdruck. Einzelne Zellen werden tiefblau, andere, in denen die Pektinstoffe stark überwiegen, grünlich. Pektinreich sind die äußeren Schichten, wie man deutlich erkennt, weil sich durch Einwirkung der H_2SO_4 eine Spaltung der Schichten gewinnen läßt. Den Zellulosegehalt bestätigt auch die, wenn auch nicht sehr intensive, Färbbarkeit mit Kongorot[1]).

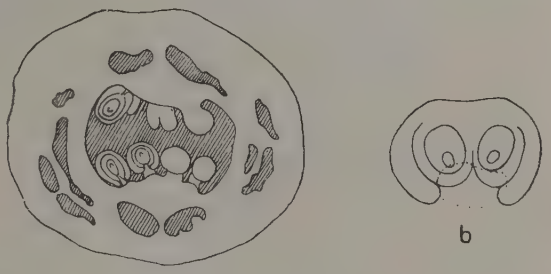


Fig. 4.

Aus dem Verfolg der Entwicklungsgeschichte der Frucht und besonders des grob-lakunösen Gewebes, das wir berechtigt als Aërenchym bezeichnen können, mögen folgende Angaben gebracht sein: Zum Ausgang der Untersuchung wurden 3 mm lange Fruchtknoten aus Blütenknospen gewählt. Es zeigte sich, daß schon in so jungen Fruchtknoten die Lakunenbildung eingesetzt hat und daß demzufolge die an-

1) Vgl. E. Heinricher, Ist das Congorot als Reagenz auf Zellulose brauchbar? Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 1888, Bd. V.

gewandten Mikrotomschnitte sich wenig günstig erwiesen. Viel klarere Bilder ergaben die weiterhin allein benützten Handschnitte. Fig. 4 a gibt eine Skizze eines Fruchtknotens von 4 mm Länge, aus einer dem Aufblühen nahen Knospe[1]). Die zahlreichen der Außenseite genäherten Gefäßbündel sind nicht angedeudet, sie sind zu der Zeit noch vollends auf prokambialer Stufe, nur die stärkeren Stränge unterhalb der Plazenten haben bereits eine Anzahl Gefäße differenziert. Die Lakunen, wie die Fruchtknotenhöhlung sind durch Schraffierung hervorgehoben. Zuerst gelangen große Höhlungen unter den Plazenten zur Ausbildung; diese sind auch schon in noch jüngeren Fruchtknoten vorhanden. Es schließt

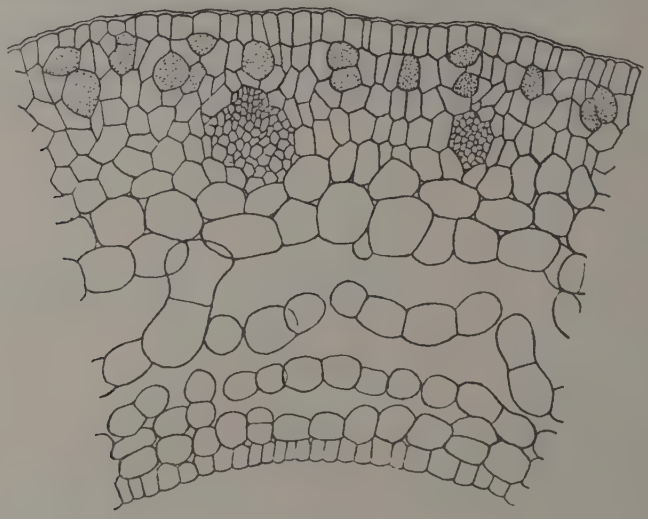


Fig. 5.

sich aber alsbald auch ihr Auftreten in den lateralen Partien des Fruchtknotens an. Mehr schematisch deutet das Fig. 4a an. Detail aus dieser Entwicklungsstufe bringt das Bild Fig. 5, das den Querschnitt einer lateralen Partie der Fruchtknotenwand darstellt (Vergr. 220).

Es ist ersichtlich, daß der Querschnitt 12—13 Zellagen umfaßt Die Lakunenbildung setzt mehr innenseitig zwischen der zweiten und dritten, dritten und vierten, vierten und fünften Zellage ein und beruht

1) Fig. 4b skizziert eine Doppelsamenknospe, aus der sich allenfalls ein Doppelsame entwickelt hätte. Offenbar handelt es sich um die Verwachsung zweier zu eng nebeneinander und in paralleler Stellung zur Entwicklung gekommener Samenanlagen. Sie werden beide gemeinsam von einem äußeren Integument umschlossen; an der Verwachsungsseite wurde seine Ausbildung vollends unterdrückt.

zunächst vorwiegend auf tangentialer Spaltung, daher die Interzellularen hauptsächlich von Zellketten begrenzt erscheinen Es treten aber auch schon radiale Unterbrechungen der Ketten auf. In der äußeren Hälfte sind, abgesehen von der Epidermis, die Zellen kleiner und schließen noch enger zusammen. Innen eingebettet sind zwei prokambiale Gefäßbündel eingezeichnet und sehr auffällig treten die punktiert hervorgehobenen, besonders subepidermal und unmittelbar anschließend, oft gepaart, aber auch zu dreien nebeneinander liegend, vorkommenden Elemente hervor. Das sind die von mir seinerzeit bei den Fumariaceen entdeckten, für sie so charakteristischen Schlauchzellen[1]). Die Punktierung soll nicht etwa den Inhalt hervorheben; im Gegenteil heben sich am Präparat die Elemente durch Helle, weil Inhaltsleere, vom übrigen sehr plasmareichen Parenchym ab. Wenn die von Zopf[2]) in einer zweiten Arbeit erfolgte Angabe stimmt (seine erste, daß die Schlauchzellen Gerbstoffbehälter seien, wurde von mir widerlegt), was der Fall sein dürfte, daß diese Zellen unter anderen Stoffen auch Alkaloide führen, läge es nahe, ihre gehäufte periphere Anordnung als in Beziehung stehend zur Schutzfunktion, die ihnen gegenüber Angriffen kleiner Tiere zukäme, aufzufassen.

Von dem in Fig. 5 gegebenen Stadium schreitet die Lakunenbildung rasch vor. Querschnitte von Fruchtknoten mit 5 mm Länge weisen an Stelle der wesentlich tangential gestreckten Lücken schon mehr das Bild polyedrischer Kammern auf. Während vorher der Stärkegehalt in den dichteren Außenpartien sich auf sehr kleine Körnchen beschränkte, nimmt er hier stetig zu und die Körner werden ansehnlicher. Noch in Fruchtknoten von 7 mm Länge ist der Zusammenhalt der fünf äußeren Parenchymlagen wesentlich erhalten, ihr Stärkegehalt erscheint gesteigert. Hingegen erweckt die innere Epidermis den Eindruck, etwas verschrumpft zu sein. Die Schlauchzellen haben nunmehr ungefähr den gleichen Durchmesser wie die sie umgebenden Parenchymzellen und treten deshalb viel weniger hervor als in den jüngeren Stadien. Der Mangel an Stärke macht sie für den Wissenden immerhin noch leicht

1) Vgl. E. Heinricher, Die Eiweißschläuche der Cruciferen und verwandte Elemente in der Rhoeadinen-Reihe. Mitteil. des botan. Inst. zu Graz, Bd. I, S. 49, Jena 1886. Weiters „Vorläufige Mitteilung über die Schlauchzellen der Fumariaceen". Ber. d. d. bot. Ges. 1887, S. 233, und „Nochmals über die Schlauchzellen der Fumariaceen". Ebendort 1891, S. 184.

2) Zopf, Über die Gerbstoff- und Anthocyan-Behälter der Fumariaceen und einiger anderer Pflanzen. Bibliotheca Botanica, Cassel, Theod. Fischer, 1886, und „Zur physiologischen Deutung der Fumariaceen-Behälter". Ber. d. d. bot. Ges. 1891, Heft 4.

nachweisbar. Nach und nach werden nach außen hin vorschreitend neue Schichten in die Lakunenbildung einbezogen, während die anfänglich mehr tonnenförmigen Zellen der älteren durch starkes Streckungswachstum und lokalisierte Verzweigungen vielfach der Sterngestalt zugeführt werden. Der Lockerheit des Gewebes zufolge gelingen Querschnitte immer schwerer. Schließlich sind an der Innenseite der Karpelle alle Mesophyllzellagen in die Interzellularenbildung einbezogen worden, an der Außenseite aber bleiben die zwei subepidermalen (eventuell, wo Gefäßbündel anstoßen, eine dritte) im engeren Zusammenschluß (vgl. Fig. 7a und b, Vergr. 98; G. B. in a = Gefäßbündel).

Die Epidermen der Innen- (Oberseite des Fruchtblattes) und Außenseite (Unterseite des Fruchtblattes) sind verschieden. Fig. 6 a

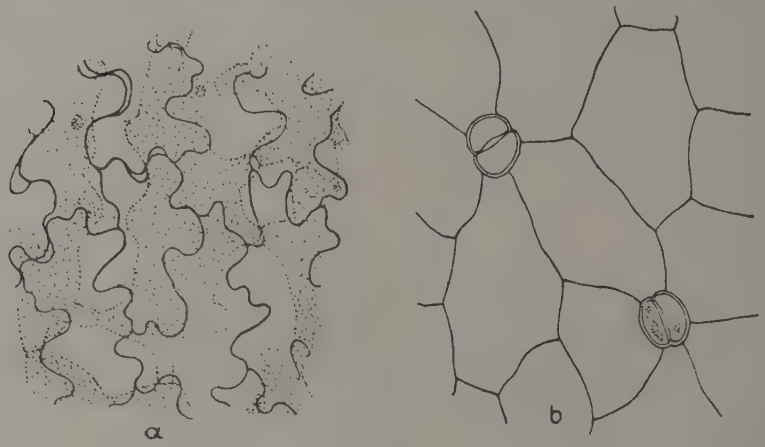


Fig. 6.

und b geben Flächenbilder (Vergr. 220); a zeigt die gewellte Epidermis der Innenseite und punktiert angedeutet die subepidermale Zellage, die wesentlich aus längsgestreckten Zellen besteht und in der die Armbildung gegenüber den folgenden Zellagen zurückbleibt. In Fig. b sind die Zellen der äußeren Epidermis, mit wesentlich polyedrischen Umrissen, wiedergegeben, in die in beschränkter Zahl Spaltöffnungen eingelagert sind. Im allgemeinen eine Umkehr gegenüber den gewöhnlichen Verhältnissen, in denen gewellte Oberhautzellen für die Epidermis der Blattunterseite Regel ist.

Die Epidermis der Fruchtinnenseite stirbt frühzeitig ab und geschrumpft finden sich ihre Reste den Plazenten verbunden, wo sie mehr oder minder die Samen umhüllen (vgl. Fig. 2c). Größeres Interesse

beansprucht die Außenepidermis. Ihre Zellen müssen durch andauerndes Wachstum der bedeutenden Umfangszunahme der Frucht folgen. Man vergleiche die Bilder von Querschnitten durch die reife Fruchtwandung in Fig. 7 a und b mit 6 b. Während letzteres bei 220facher Vergrößerung gezeichnet wurde, sind die der Fig. 7 nur 100fach vergrößert. Die Bilder weisen aber auch nach, daß sich die Außenoberhaut während des Entwicklungsganges der Frucht zu einer typischen „Wasserepidermis" ausgestaltet. Wir sehen, daß die sehr voluminösen Zellen eine starke Außenwand, aber dünne, für ein blasbalgartiges Spiel geeignete Radialwände besitzen. Während, wie erwähnt, die Zellen des Aërenchyms trotz ihres nachweisbaren Zellulosegehaltes auf Chlorzinkjodbehandlung die Zellulosereaktion nicht geben, tritt sie an den Wandungen der Epidermis, wie auch der ihr angelagerten beiden Parenchymschichten hervor.

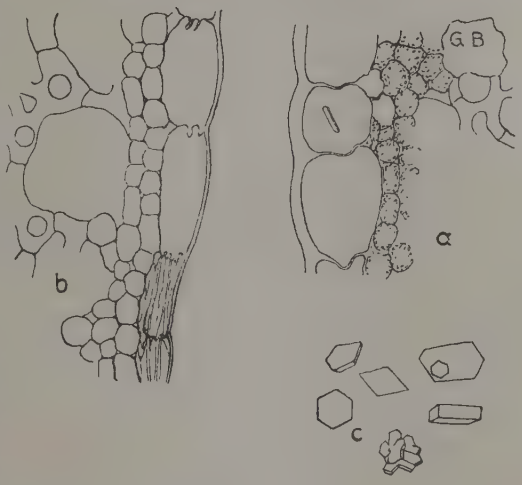


Fig. 7.

Die Schnitte, die Fig. 7 vorführt, wurden durch Teilstücke einer halben, reifen Kapsel geführt, die in 96 %igen Alkohol konserviert war, dann in Safranin durchgefärbt wurde und schließlich in Xylol gebracht worden war. Der Schnitt in a ist rückläufig entfärbt und wieder in Wasser gebracht worden, der in b wurde in Xylol geschnitten und in Kanadabalsam übertragen. Schon a zeigt an dem in Wasser gequollenen Schnitt die Neigung zur Wellung der dünnen Radialwände; viel auffälliger zeigt es b. Durch Wasserentziehung haben sich diese Wände in Falten zusammengelegt. Die Zellen der Epidermis erscheinen deshalb niedrig, mehr tafelartig. Die beiden oberen Zellen sind durchgeschnitten, die beiden unteren aber geben die Aufsicht auf die Radialwände und die Falten erscheinen in der Form einer queren Strichelung. Die Zellen sind ganz enge zusammengezogen.

Noch etwas Besonderes kam in den Zellen der äußeren Epidermis der Fruchtkapsel zur Beobachtung. An den in Alkohol fixierten und

in Safranin durchgefärbten, darauf entwässerten und in Xylol gebrachten Kapseln, traten in den Schnitten, durch das Safranin gefärbt, Eiweißkristalle hervor. Zumeist lagen schön ausgebildete Kristalle von wechselnder Größe vor. Bald lagen sie einzeln in den Zellen, bald zu zweien, auch in größerer Zahl, dann mit sinkender Größe. Fig. 7 c gibt Formen der Kristalle bei 435facher Vergrößerung wieder. Der größte Kristall, rechts oben, ließ einen kleineren, von der Form eines sechsseitigen Blättchens, durchschimmern. Ausnahmsweise wurde (Fig. 7 c unten) auch eine Druse von Eiweißkristallen beobachtet. Die üblichen Reaktionen auf Eiweißkristalle fielen alle positiv aus. Mit Jod färben sie sich rasch dunkel braungelb, Farbstoffe nehmen sie offenbar die verschiedensten auf. Besonders rasch ist die Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield, oder mit Kernschwarz erzielbar; schon im Farbstofftropfen auf dem Objektträger gelingt sie[1]). Gegenüber manchen Eiweißkristallen zeichnen sie sich durch weitgehende Widerstandsfähigkeit aus. So war die Fruchtkapsel, in der sie entdeckt wurden, ohne Zerteilung in 96 %igen Alkohol eingelegt worden, ein Vorgang, der z. B. bei den prächtigen Zellkernkristalloiden, die sich in den Plazenten der reifenden Kapsel von Lathraea squamaria finden, keinen Erfolg brächte[2]). Dieses Objekt fordert Einlegen von dickeren Schnitten in Sublimatalkohol und auch dann sind die Eiweißkristalle nur in den unverletzt gebliebenen Zellen erhalten zu finden. Die in Alkohol fixierten Eiweißkristalle von Corydalis vesicaria hingegen zeigen sich aber sogar hochgradig widerstandsfähig gegenüber dem Zusatz von 10 %iger Salzsäure oder von 3 %iger Kalilauge.

Das Vorkommen von Eiweißkrystallen in der Familie der Fumariaceen ist bisher in der Literatur nicht erwähnt. Weder entsinne ich mich einer Angabe, obschon ich über diese Bildungen mehrfach selbst berichtete oder diese betreffende Arbeiten von Schülern veranlaßt habe und deshalb die Literatur einigermaßen kenne, noch finde ich sie in

---

1) Die Färbung mit Hämatoxylin gewinnt einen helleren Farbenton, wenn den in Wasser ausgewaschenen Präparaten etwas 3 %ige Kalilauge beigefügt wird. Nach neuerlichem Auswaschen können die Schnitte sowohl in Glyzeringelatine als auch in Kanadabalsam übertragen werden; in beiden Medien scheinen die Präparate dauernd haltbar zu sein. Ob dieses einfache Tinktionsverfahren auch für Zellkerneiweißkristalle anwendbar ist, wurde nicht geprüft.

2) Vgl. E. Heinricher, Biologische Studien an der Gattung Lathraea. I. Mitteil. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Klasse, 1892, Bd. CI, S. 30, und E. Heinricher, Über die Arten des Vorkommens von Eiweißkristallen bei Lathraea und die Verbreitung derselben in ihren Organen und deren Geweben. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXV.

der dankenswerten Zusammenstellung, die Molisch[1]) bringt, angeführt. Über die weitere Verbreitung der Eiweißkristalle in den übrigen Organen und in den Geweben von Corydalis vesicaria habe ich keine Untersuchungen angestellt; ebenso bleibt auch die Frage nach ihrer Verbreitung innerhalb der Gattungen und Arten der Fumariaceen noch zu verfolgen. Ich beabsichtige mit dieser Aufgabe einen meiner Schüler zu betrauen.

Doch aber möchte ich bei dieser Gelegenheit einen Gedanken äußern, der die Funktion der Eiweißkristalle betrifft. Daß ihre Auffassung als Reservematerial gewiß in manchen Fällen zutrifft[2]), ist ebenso sicher als die Tatsache, daß andere Fälle sich unter diesen Gesichtspunkt schwer einordnen lassen. Schon Radlkofer[3]), der als erster Zellkernkristalloide bei Pflanzen (Lathraea squamaria) entdeckte, sprach sich, mit Rücksicht auf den Ort, wo er sie beobachtete, gegen die Reservenatur aus. Ich möchte auf die Tatsache aufmerksam machen, daß nun mehrere Fälle bekannt sind, wo sich Eiweißkristalle oder ihnen Entsprechendes in Früchten und speziell in Geweben finden, deren Aufgabe es ist, starke Turgeszenzzustände zu gewinnen. Bei Lathraea Clandestina ist es das Schwellgewebe der explosiven Kapsel[4]), das durch große Kerne reich an Kristalloiden ausgezeichnet ist; bei Lathraea squamaria[5]) wird die ebenfalls saftige Kapsel durch das enorme Schwellen der Plazenten gesprengt, deren Zellen Riesenkerne mit ganzen Rollen von Kristalloidplättchen führen. In den Springkapseln von Impatiensarten ist das Schwellgewebe (I. parviflora, I. glanduligera) oder die äußere Epidermis (I. Balsamina, I. Sultani) der Ort, wo Eiweißspindeln in auffälliger Weise auftreten[6]). Dazu kommt nun die Epidermis der Kapselaußenwand von Corydalis vesicaria, deren Zellen den Charakter einer Wasserepidermis aufweisen, mit den beschriebenen Eiweißkristallen im Zellsafte. In allen

---

1) Mikrochemie der Pflanzen, Jena 1913, S. 329. Die von Zimmermann in seiner Abhandlung „Über Proteinkristalloide II" gegebene Liste ist hier erweitert. (Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Bd. I, Tübingen 1893.)

2) Vgl. A. Sperlich, Die Zellkernkristalloide von Alectorolophus. Beihefte z. Bot. Zentralbl. 1906, Bd. XXI.

3) Über Kristalle proteïnartiger Körper pflanzlichen und tierischen Ursprungs. Leipzig, W. Engelmann, 1859.

4) Heinricher. In der vorausgehend zitierten, ersten Abhandlung ist der überaus interessante Bau der Kapseln eingehend besprochen.

5) Ebendort S. 30.

6) Vgl. die Arbeit meines Schülers G. Amadei, Über spindelförmige Eiweißkörper in der Familie der Balsamineen. Bot. Zentralbl. 1898, Bd. LXXIII.

diesen Fällen kommt es nicht zum Verbrauch der in den Kristalloiden gegebenen Eiweißmengen, zum mindesten ein großer Teil kommt als Reservesubstanz nicht zur Nutzung und zum Verfall beim Zugrundegehen der betreffenden Gewebe. Wäre hier nicht der Gedanke berechtigt, daß den Kristalloiden und äquivalenten Bildungen (Eiweißspindeln, Eiweißringen) eine Rolle bei der Regulierung des Wasserbezuges zufällt? Auch andere Vorkommen ließen sich unter diesem Gesichtspunkte vielleicht verstehen. Die Scrophulariaceen und besonders die parasitischen Rhinantheen sind allgemein durch das Vorkommen von Eiweißkristallen ausgezeichnet. Bekanntlich sind letztere gekennzeichnet durch eine außergewöhnlich hohe Transpiration und dementsprechend hohes Wasserbedürfnis[1]). Pinguicula und auch das Vorkommen bei Succulenten (Opuntia, Epiphyllum) würden sich hier ebenfalls unschwer anreihen lassen. Ich beschränke mich hier obige Frage aufzuwerfen. Weitere Untersuchungen zur Klärung können ja folgen[2]).

Überblickt man die Verhältnisse, so geht aus ihnen, glaube ich, hervor, daß die äußeren Gewebeschichten der Fruchtwand, die längere Zeit ihren festen Zusammenhang bewahren (vgl. Fig. 5) und von denen die beiden subepidermalen ihn auch noch in der reifen Kapsel aufweisen, mit der Speicherung der Reserven, die für das exzessive Wachstum der Zellen, die sich zum Aërenchym ausgestalten, betraut sind. Diese Reserven betreffen Kohlehydrate, Eiweiß und Wasser. Die äußeren Mesophyllschichten sind besonders reich an Stärke, während die in die Lakunenbildung eingetretenen Lamellen meist spärlicher damit versehen sind. Das Wasser, das sie für das Streckungswachstum benötigen, besorgt zunächst ein sehr reiches Netz von Leitsträngen, die den im festen Zusammenschluß übrig bleibenden subepidermalen Parenchymschichten angelagert sind; überdies hat sich die Außenepidermis in zur Wasserspeicherung geeigneter Weise ausgebildet und in ihr erfolgt auch

---

1) Hinweise darauf an verschiedenen Stellen in meinen Studien „Die grünen Halbschmarotzer (I—VI)“ in den Jahrbüchern für wiss. Botanik. Experimentelle Belege brachte zunächst mein Assistent R. Seeger. Vgl. seine Abhandlung „Versuche über die Assimilation von Euphrasia (sens. lat.) und über die Transpiration der Rhinantheen“. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 1910, Bd. CXIX, Abt. I; in jüngster Zeit wieder S. Kostytschew in seiner Arbeit „Untersuchungen über die Ernährung der grünen Halbschmarotzer“. Beihefte z. Bot. Zentralbl. 1924, Bd. XL, Abt. I.

2) Ich sehe übrigens, daß schon Sperlich in den Schlußsätzen S. 38 der zitierten Abhandlung die Beziehungen streift, welche die Kristalloide zu osmotischen Vorgängen haben dürften.

eine Speicherung von Eiweiß in Form der Eiweißkristalle, welche Reserve im Bedarfsfalle herangezogen werden kann. Die leichte Zufuhr der Reserven an die wachsenden Aërenchymzellen gewährleisten die verbreiterten Querwände, mit denen sie zusammenstoßen, und die in so auffälliger Weise durch die reiche Tüpfelbildung den Stoffverkehr begünstigen. Über die Rolle, welche die Schlauchzellen spielen, sind wir noch keineswegs sicher orientiert. Wenn ihnen infolge Alkaloidgehaltes Schutzfunktionen zukommen, so werden sie diese vor allem für das jugendliche Organ zu gewährleisten haben. So auffallend die Schlauchzellen an Querschnitten durch die Wandung des jugendlichen Fruchtknotens hervortreten (Fig. 5), so schwer findet man sie an Querschnitten, die durch die reife Fruchtwandung geführt wurden. Wer von ihrer Existenz nichts weiß, wird sie kaum beachten. Im jugendlichen Stadium übertraf ihr Durchmesser zumeist den der umgebenden Zellen, im Stadium der reifen Frucht ist er eher geringer und die Wandungen sind mehr oder minder knitterig. Man kann ihren Durchschnitt leicht mit einem Interzellularraum verwechseln. Im Bilde Fig. 7a sind ein Paar Schlauchzellen subepidermal erkennbar. Sehr auffällig aber sind die langen Schläuche auch an reifen Kapseln in Schnitten, die parallel zur Fläche angefertigt wurden.

In biologischer Hinsicht unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß die Frucht von Corydalis vesicaria (und in der ganzen Sektion Phacocapnos) eine Ausbildung aufweist, die der Samenverbreitung dienlich ist. Die ballonartige Form der Kapsel wird durch das in der Reife einem Haarflaum ähnlich erscheinende, massig Luft umschließende Aërenchym nach dieser Aufgabe hin wesentlich unterstützt. Die außerordentlich leichte Fruchtkapsel wird sowohl für den Transport durch den Wind als auch durch das Wasser geeignet sein. Die Schwimmfähigkeit ist eine ausgezeichnete; selbst in 96%igen Alkohol geworfene Früchte hielten sich durch Monate an der Oberfläche schwimmend. Auch die halben Kapseln (früher oder später muß ja die Teilung der Frucht erfolgen) sind für das Schwimmen sehr geeignet. Ihre Gestalt ähnelt der eines breiten Kahnes (vgl. Fig. 2), die Außenseite ist durch einen Wachsüberzug, der eine bläulichgrüne Färbung bewirkt, gegen Benetzung weitgehend geschützt. Wie in so vielen ähnlichen Fällen mangeln uns leider Kenntnisse über die Bedingungen der Pflanze an den natürlichen Standorten. Der Eindruck, den sie erweckt, läßt nicht auf einen trockenen Standort schließen, das Laub und die Sprosse erscheinen sehr zart und gegen Transpiration wenig geschützt. Man möchte glauben, daß die Pflanze eine rasche Entwicklung in einer, vielleicht auch kurzen, Periode größerer

Feuchtigkeit durchmacht. Nach Angabe des Garteninspektors vollzieht sich die Entwicklung im Zeitraume von etwa 4 Monaten. Geeignete Bedingungen wären in Ostafrika (der Kew-Index gibt dieses als Heimat von C. vesicaria an) zu vermuten, schwerer stellt man sich feuchte Gebiete in Kapland vor, welches die natürlichen Pflanzenfamilien als Heimat der Arten aus der Sektion Phacocapnos anführen. Ob etwa auch eine allmähliche Wasseraufnahme durch das Aërenchym auf die Keimung fördernd eingreifen kann, bleibt offen und jedenfalls in zweiter Linie stehend. Wenn die Frucht geteilt ist, lösen sich die Samen leicht von den Plazenten ab und werden zum großen Teil wohl verstreut. Festhaftende könnten aber durch eine Wasseraufnahme seitens des Aërenchyms Vorteil ziehen. Denn benetzbar und quellbar sind die Wandungen sicher. Legt man eine halbe Frucht mit der Innenseite auf Wasser, so schwimmt sie zwar auch tagelang, denn es bleibt viel Luft im Aërenchym eingeschlossen, doch nach und nach sinkt sie mehr und mehr ein, weil viel Luft vom Wasser verdrängt und infolge von Quellung der Membranen das Gewicht der Kapselhälfte bedeutend gesteigert wird.

Zusammenfassung.

1. Bei Adlumia cirrhosa treten die Zellen der inneren Epidermis des Fruchtknotens frühzeitig in Interzellularenbildung ein, die sich bis zur Reife soweit steigert, daß die Interzellularen an Masse die der Zellen überwiegen. Diese haben den Charakter von Epidermiszellen gänzlich verloren, gleichen mehr mechanischen Elementen, haben verholzte Wandungen und bilden ein lockeres Gitterwerk.

2. Bei Corydalis vesicaria nnd wohl in der ganzen Sektion „Phacocapnos“ geht der überwiegende Teil des 12—13 Zellagen umfassenden Diachyms der Fruchtblätter durch außerordentliches Wachstum zur Bildung eines weitmaschigen Aërenchyms über, das an der geöffneten Kapsel, deren Innenepidermis verschrumpft, dem freien Auge als zarter baumwollartiger Filz erscheint.

3. Die reife Frucht erreicht eine ballonartige Gestalt. Bei der großen Volumzunahme ist auch ein beträchtliches Wachstum der Außenepidermis notwendig und sie gewinnt dabei die typischen Kennzeichen einer „Wasserepidermis“. Ihr angelagert sind 2—3 Schichten des Mesophylls, die in die Aërenchymbildung nicht einbezogen wurden und an die sich das reiche Netz der Leitstränge anschließt. Unter der Epidermis sind in großer Zahl die für die Fumariaceen kennzeichnenden „Schlauchzellen“ vertreten. Sie fallen besonders in den Querschnitten durch

junge Fruchtknoten auf und dürften, ob ihres Alkaloidgehaltes, gegen tierische Angriffe Schutz gewähren.

4. In der Außenepidermis sind im Zellsafte Eiweißkristalle vorhanden; das Vorkommen solcher bei den Fumariaceen ist bisher nicht bekannt gewesen.

5. Mit Rücksicht auf das auffällig häufige Vorkommen von Eiweißkristallen verschiedener Art (Zellkernkristalloide, Eiweißspindeln, freie Kristalloide im Zellsaft) bei explosiven Kapseln usw. wird die Frage aufgeworfen, ob den Eiweißkristallen nicht eine Rolle bei der Regulierung der osmotischen Verhältnisse zukommt?

6. Während bei Adlumia die Kapsel von der verwachsenblättrigen Korolle umschlossen bleibt, die Samen in der Kapsel keimen und die umgestaltete Epidermis offenbar dem Einfangen eines Wasservorrates dient, ist das eigenartige Aërenchym der Kapsel von Corydalis vesicaria zweifellos geeignet, die Verbreitung der Früchte, die schon durch ihre ballonartige Gestalt weitgehend gefördert erscheint, zweckdienlich zu unterstützen. Außer der Verbreitung durch den Wind ist, infolge der ausgezeichneten Schwimmfähigkeit der Kapseln, eine solche auch durch das Wasser möglich.

Innsbruck, Botanisches Institut im April 1924.

Theorie und Tatsachen der Moosverbreitung und die Rolle des Peristomapparates.

Von **Th. Herzog**, München.

Für die Erörterung pflanzengeographischer Fragen hat man bisher ausschließlich oder fast ausschließlich höhere Pflanzen verwertet, und zwar mit der teilweise uneingestandenen, öfters aber auch deutlich ausgesprochenen Begründung, daß Sporenpflanzen wegen ihrer fast unbegrenzten Verbreitbarkeit dazu ungeeignet seien.

Wenn sich das Interesse des Pflanzengeographen in erster Linie den Samenpflanzen zuwandte, weil sie in allen Pflanzenformationen den Ton angeben und in ihren vielfältigen Strukturen am augenfälligsten die Abhängigkeit der Pflanzen von ihrem Standort zum Ausdruck bringen, so ist dagegen nichts einzuwenden. Denn für die ökologische Betrachtungsweise werden die höheren Pflanzen, in welchen alle Möglichkeiten der Formenentfaltung und Bauweisen sich auswirken können, stets im Vordergrunde stehen müssen, während den Sporenpflanzen in der Regel die bescheidenere Rolle des Zwischenraum füllenden Elementes zufällt. Aber für die Lösung florengeschichtlicher Probleme sind sie nicht minder wichtig, als die höchst entwickelten Formen der Pflanzenwelt. Denn ihr Auftreten an der einen Stelle, ihr Fehlen an anderen Orten ist ebensowenig ein Ergebnis des Zufalles wie bei den höheren Pflanzen, aus deren Verbreitung wir doch die weitestgehenden Schlüsse auf die Entwicklungsgeschichte der heutigen Pflanzendecke ziehen.

Man kann die Auffassung, daß Sporenpflanzen eine andere Verbreitung als Samenpflanzen haben, überhaupt nur theoretisch stützen, und zwar mit der Begründung, daß die sehr kleinen und leichten Sporen vom Wind beliebig weit vertragen werden können, so daß dann das Vorkommen einer Art an zwei weit voneinander entfernten Orten noch nichts über den Weg aussagen müssen, den sie auf ihrer Wanderung vom einen zum anderen eingeschlagen hat. Denn, während dieselbe Verbreitungstatsache bei Samenpflanzen zu weitgehenden Schlüssen auf

die Wanderungsrichtung und florengeschichtliche Zusammenhänge berechtige, könne das Auftreten einer Sporenpflanze an einem weit abgelegenen Ort das Ergebnis einer einmaligen zufälligen Verschleppung sein. Eine vom Wind verwehte Spore, die nach einem Flug von Tausenden von Kilometern jenseits von Gebirgen und Meeren in einem fernen Kontinent zur Ruhe kommt und keimt, könne natürlich keinen Beweis für die gegenseitige florengeschichtliche Abhängigkeit der beiden Gebiete bilden. Und eben aus dieser Vorstellung heraus, daß die Verbreitung der Sporen ganz vom Zufall abhänge, und beliebig weite Erdräume umspanne, hat man bisher die Sporenpflanzen sehr stiefmütterlich behandelt.

Es frägt sich nur, ob diese Vorstellungsweise auch berechtigt war. Der Hauptfehler bestand meines Erachtens darin, daß man nicht einmal den Versuch machte, die Annahme der unbegrenzten Sporenverbreitung durch Verbreitungstatsachen zu prüfen. Sonst müßte es aufgefallen sein, daß man auch unter Zugrundelegung der Verbreitung der Moose allein, also ohne jede Kenntnis der höheren Pflanzenwelt, zu genau derselben Einteilung der Erdoberfläche in Florenreiche und Florenprovinzen gelangen kann, wie sie heute die Pflanzengeographie annimmt. Der einzige Unterschied in der auf diesem Weg gewonnenen Erkenntnis liegt darin, daß keine so weitgehende Gliederung der größeren einheitlichen Gebiete möglich ist, wie bei Verwendung der Phanerogamen, aber die großen Züge des Bildes heben sich ebenso scharf heraus. Wir kommen, von den Moosen ausgehend, ebenso zum pflanzengeographischen Begriff einer Indomalaya, eines Mediterrangebietes, einer australantarktischen Flora, eines neotropischen Elements usw. Die Sonderstellung Südafrikas und seine Verwandtschaft mit der australischen Welt ist ebenso scharf betont, wenn auch nicht so reich mit Typen belegt, wie in der an Formen so viel ergiebigeren Schöpfung der Samenpflanzen. Die engeren Beziehungen zwischen Südamerika und Afrika sind augenfällig, die Einheit des andinen Florenreiches ist scharf beleuchtet, die holarktischen Verbände sind klar umgrenzt. Disjunktionen ganz der gleichen Art und zuweilen überraschender Übereinstimmung mit den bei Phanerogamen auftretenden Fällen sind in reichem Maße vorhanden, der Grad der Endemenbildung qualitativ ganz parallel, nur quantitativ nicht so stark ausgebildet. In Europa läßt sich genau wie bei den höheren Pflanzen ein eurasisch-zirkumboreales, ein atlantisches und mediterranes, ein alpines und arktisch-alpines Element bei den Moosen unterscheiden. Die australantarktischen Ausstrahlungen in Südamerika reichen bei den Bryophyten gerade soweit, und nicht

weiter, als die der höheren Pflanzenwelt. So tritt Ptychomnium in die Araucarienprovinz Brasiliens ein und Lepyrodon tomentosus wandert in den Anden Hand in Hand mit Gunnera und Podocarpus bis nach Mittelamerika. Diese Beispiele mit vielfach genauer Übereinstimmung lassen sich beliebig vermehren. Doch soll dies einer rein geographischen Darstellung vorbehalten bleiben. Hier sollte nur darauf hingewiesen werden, soweit dadurch auf die Frage der Verbreitbarkeit der Sporenpflanzen, namentlich der Moose, ein Licht fällt. Wenn nämlich wirklich die Verbreitungsweise und Expansionskraft der Sporenpflanzen so wesentlich verschieden wäre von der der Samenpflanzen, so müßte hiervon etwas in den Verbreitungstatsachen zu merken sein. Da dies aber, wie wir gesehen haben, nicht der Fall ist, im Gegenteil eine große Übereinstimmung mit den höheren Pflanzen nachzuweisen ist, so kann auch die Verbreitungsfähigkeit der Sporenpflanzen, zum wenigsten ihre Verbreitung (dynamisch, nicht statisch gemeint sich nicht so wesentlich von der der Samenpflanzen unterscheiden, d. h. wir müssen von vorneherein darauf achten, ob nicht Umstände vorhanden sind, die die theoretisch unbestreitbar bevorzugten Sporen hindern, von den Vorteilen ihrer leichten Verbreitbarkeit Gebrauch zu machen.

Unsere erste Aufgabe ist es daher zu untersuchen, wie weit der theoretischen Verbreitbarkeit der Sporen in der Wirklichkeit Grenzen gezogen sind. Dazu bedarf es zunächst der Kenntnis von der theoretischen Verbreitungsfähigkeit der Sporen selbst.

Aus einer Arbeit von Wilh. Schmidt in Österr. Bot. Zeitschr. 1918 „Die Verbreitung von Samen und Blütenstaub durch die Luftbewegung" entnehmen wir folgendes:

Für Polytrichum beträgt die Sinkgeschwindigkeit der Sporen 0,23 cm in der Sekunde, was bei einer mittleren Windgeschwindigkeit von 10 m sec. einer mittleren Verbreitungsgrenze von 19000 km entspricht. Für die Berechnung dieser Größen muß auf die Originalarbeit und die dort zitierten Schriften hingewiesen werden. Es genügt zu erwähnen, daß hierbei die innere Mischung der Luftteilchen eine wesentliche Rolle spielt. Denn die Bewegung der freien Luft ist immer turbulent, d. h. mit Wirbeln verbunden, die eine ständige Durchmischung der Gasteilchen bewirkt. Diese Diffusionsströmungen machen die Sporen mit. Aus den zum Teil aus Versuchen, aber auch rechnerisch ermittelten Formeln geht hervor, daß die Flugdauer und Flugweite der Sporen (bzw. Samen) umgekehrt proportional sind dem Quadrat ihrer Sinkgeschwindigkeit in ruhiger Luft und dem Kubus ihres linearen Maßes.

Da aber die Sinkgeschwindigkeit eine Funktion der Sporengröße ist, so ergibt sich, daß schon geringe Größenunterschiede die Schwebefähigkeit stark beeinflussen. So erklärt sich der große Unterschied von 19000 km für Polytrichum gegenüber 330 km für Lycopodium aus einem Unterschied der Sporengröße (für Polytrichum[1]) 0,008 bis 0,010 mm, für Lycopodium 0,028 mm).

Aus vorstehendem Überblick ergibt sich wohl zur Genüge, daß weitaus die meisten Moossporen (mit einem Durchmesser zwischen 0,007 und 0,016 mm) einer Größenordnung angehören, welche ihnen theoretisch unbegrenzte Verbreitbarkeit durch den Wind zusichert. Ob sie nun von dieser Möglichkeit Gebrauch machen können, hängt offenbar noch von etwas anderem ab, nämlich dem Wind.

Auch hier würde sich, theoretisch betrachtet, keine Schwierigkeit ergeben. Aber eine kleine Überlegung zeigt, daß es nicht nur auf die Länge der durchmessenen Strecke ankommt, sondern auch auf ihren Richtungssinn, und zwar auf die Gleichsinnigkeit der Richtung; denn nur so wird ein Weg zurückgelegt werden können, dessen Endpunkt so weit vom Anfangspunkt entfernt liegt, als die zurückgelegte Strecke beträgt. Jede rückläufige Bewegung muß aber hier Abzüge bewirken, die im äußersten Betrag, nämlich bei kreisförmigem Zusammenschluß der Kurve zum Wert 0 führt. Also wird als erste Bedingung für die volle Wirksamkeit des Windtransportes eine geradlinie Richtung der Luftströmung notwendig sein. Gibt es nun solche Winde?

Für kürzere Entfernungen wird dies bejaht werden können, für größere im allgemeinen nicht. Und es wäre außerdem noch weiter in Betracht zu ziehen, daß es oft weniger auf den Richtungssinn der gesamten Strömung ankommt als auf den Weg, den ein einzelnes Luftteilchen nimmt, nämlich jenes, in welchem sich gerade die Spore befindet. Fast alle Luftbewegungen sind ja ihrer Natur nach Wirbel. Und wenn es auch nur kleine Teilwirbel sind, die in bezug auf die große Masse, in welcher sie sich abspielen, von geringer Bedeutung zu sein scheinen, so kommen sie doch für das Schicksal der Spore, welche sie gerade verfrachten, wesentlich in Betracht. Während sie auf der einen Seite die Durchmischung der Luftteilchen, welche für die Transportleistung und die erzielte Entfernung von größter Wichtigkeit ist, fördern, hemmen sie umgekehrt durch ihren von der Geraden ablenkenden und namentlich in der Vertikalen wirksamen Einfluß.

1) Für beide Gattungen sind hier der Einfachheit halber mittlere Maße angegeben.

In erster Linie verdient aber die Frage, ob denn Luftmassen im Großen geradlinig sich auf größere Entfernungen fortbewegen, eine kurze Erörterung. Schon der Blick auf eine Windkarte der Erde gibt uns in groben Umrissen eine Antwort darauf. Fast bei allen Winden handelt es sich um Zyklone oder Antizyklone, deren Charakter durch einen bestimmten Drehungssinn gegeben ist, d. h. die Luftmassen eines bestimmten Abschnittes der Erdoberfläche, bzw. der darüber gelagerten Atmosphäre befinden sich in einem geschlossenen Kreislauf des gegenseitigen Austausches, der sowohl in horizontaler wie in vertikaler Richtung sich auswirkt. Diese Tatsache gilt jedenfalls für alle jene Teile der Erdoberfläche, welche in regelmäßigem Wechsel Ozeane und Kontinente enthalten, nur in einem kleinen südhemisphärischen Gürtel, wo sich das freie Meer ununterbrochen erstreckt, herrscht die reine Westdrift, welche sich nicht als ein Luftaustausch in gewöhnlichem Sinn, sondern als eine von der Erdrotation abhängige Bewegung erweist. Von dieser aber können wir hier absehen, da sie als Verbreiterin von Keimen bei der Natur ihres Wirkungsbereiches sowieso nicht in Frage kommt.

Auch auf der Nordhemisphäre gibt es zwar eine Region der Westwinde und unser mitteleuropäisches Gebiet liegt in dieser. Aber alle Beobachtungen zeigen, daß es sich hier nicht um eine durchgehende Bewegung handelt, sondern nur um den gleichen Richtungssin in kleineren Teilabschnitten der Luftmasse. Die einzelne Bewegung läuft sich über Kontinenten schon infolge der Reibung und anderer ablenkender Faktoren allmählich tot.

Es ergibt sich also aus den angeführten Tatsachen mit Bestimmtheit soviel, daß die Verbreitung von Keimen auf dem Luftweg nur innerhalb eines geschlossenen Windgebietes möglich ist. Und diese Windgebiete decken sich ungefähr mit den großen Klimagebieten der Erde. Selbst wenn bei dem jahreszeitlichen Wechsel der Luftströmung, — ich denke z. B. an das Hin- und Herwandern der Passatgürtel — der eine oder andere Teil der Erdoberfläche nacheinander verschiedenen Windgebieten angehören kann, so handelt es sich doch um zeitlich voneinander getrennte Abschnitte des Jahres. Da aber in den Bereich unserer Betrachtung nur einmalige zusammenhängende Transporte und zurückgelegte Wege fallen, da ja die Besonderheit des Sporentransportes gegenüber dem von Samen nur bei Ausnützung ihrer Schwebefähigkeit zum Ausdruck gelangt, so dürfen wir nicht nur, sondern wir müssen sogar diese Fälle außer acht lassen. Denn, wenn wir zur Erklärung der Verbreitungstatsachen uns den gesamten zurückgelegten Weg aus

Teilstücken, aus mehreren, vielleicht zahlreichen Sprüngen zusammengesetzt denken, so verwischt sich natürlich der Unterschied zwischen den leichten, sehr schwebefähigen Sporen und den schwereren Samen in hohem Maße.

Innerhalb eines geschlossenen Klima- oder Windgebietes wird nun allerdings die leichte Verbreitbarkeit der Sporen von Bedeutung sein und ihre Wirksamkeit drückt sich deutlich in der Tatsache aus, daß die Mehrzahl der Moose alle die Stellen, die ihren Standortsansprüchen genügen, auch wirklich für sich in Beschlag genommen haben, d. h. die überaus weite Verbreitung zahlreicher Arten und die sehr gleichmäßige Zusammensetzung des Moosmosaiks bestimmt gearteter Örtlichkeiten wird dadurch bestens erklärt. Ferner versteht man danach ohne weiteres das massige und sofortige Auftreten ganz bestimmter Arten, besonders der Ubiquisten, auf allen frisch entblößten Stellen des Bodens und die Beständigkeit der Zusammensetzung sowohl in den Formationen wie innerhalb engerer Assoziationen. Bei der nahezu wörtlich zutreffenden Allgegenwart der Keime des Inhaltes eines bestimmten Wohnbezirkes, wenigstens der sporenerzeugenden Arten, ist das Material für jede beliebige Formation zu gewissen Jahreszeiten immer vorhanden. Nur die Beschaffenheit des Standortes gibt dann noch die Entscheidung, welche biologische Gruppe davon ausgewählt wird und zur Entfaltung gelangt.

Aber auch dieses dauernde Vorhandensein der Keime innerhalb eines geschlossenen Windbezirkes hängt weniger von der weiteren Flugfähigkeit der Sporen, als von ihrer großen Zahl ab; auch sie verbreiten sich eben im allgemeinen nicht sprungweise über größere Strecken, sondern in kleinen Schritten. Denn es gibt eine ganze Reihe von Faktoren, die selbst innerhalb des gleichen Windgebietes, wo theoretisch unbegrenzte Verbreitbarkeit möglich wäre, die Ausbreitung der Sporen sehr stark einschränken.

Zunächst einmal ist für alle Arten des geschlossenen Waldinneren — und hierher gehört ja der Artenzahl nach ein sehr großer, nach der Massigkeit des Auftretens sogar der weitaus größte Teil der Moose — zu bedenken, daß die Luftbewegung hier weit schwächer zu sein pflegt, ja sogar häufig für einen weiten Transport der ausgestreuten Sporen kaum in Betracht kommt. Außerdem ist in dem dichten Bestand des Unterwuchses und der Sträucher eine solche Menge von Fangvorrichtungen enthalten, daß auch bei bewegter Luft eine Spore wenig Aussicht hat, einen sehr weiten Weg zurückzulegen. Jeder Baumstamm, Ast, Blätter, Halme usw., die noch dazu oft im Waldesinneren eine

feuchte Oberfläche bewahren, ist ein Hindernis in ihrem Weg und weitaus die Mehrzahl wird von ihnen zurückgehalten werden.

Diese Tatsache gelangt einmal durch die Neigung der Moose zum Epiphytismus und in dem verhältnismäßig starken Artendemismus der tropischen Wälder, selbst innerhalb klimatisch sehr gleichartiger Gebiete, zum Ausdruck. Und dieser Endemismus würde jedenfalls noch stärker hervortreten, wenn die Moose eine größere Fähigkeit zur Zerspaltung und Artbildung besäßen. Angesichts dieser Erschwerung der Verbreitung der Waldmoose sollte man nun denken, daß gerade bei jenen die Zahl der weitverbreiteten Arten sehr niedrig sei. Das ist jedoch nicht der Fall.

Als Beweis mag angeführt werden, daß gerade unsere bezeichnendsten und gemeinsten Waldmoose auch eine sehr weite geographische Verbreitung besitzen, z. B.:

Thuidium tamariscinum: Gemäßigtes Europa und Nordamerika.
Thuidium delicatulum: Europa bis Rußland, Sibirien, China und Japan, Nordamerika und Anden.
Ctenidium molluscum: Europa bis Kaukasus, Ostasien, östliche Teile von Nordamerika.
Rhythidiadelphus triqueter: Europa, Nord- und Ostasien, Nordamerika.
Hylocomium proliferum: Europa, Asien (durch Sibirien bis Japan), Nordamerika.
Hypnum Schreberi: Europa, Nordasien bis Japan, Nordamerika.
Ptilium crista castrensis: Europa, Nordasien bis Japan, Nordamerika.
Plagiothecium denticulatum: } Europa, Nordasien bis Himalaya und
Plagiothecium silvaticum: } Japan, Nordamerika.

Eine weitere, und zwar sehr wichtige und allgemein auftretende Einschränkung verursachen die Niederschläge, welche den größten Teil der in der Luft suspendierten Sporen sehr bald ausfällen. Denn gerade die kleinen Sporen werden vorzugsweise neben Staubteilchen als Kondensationskerne für die Luftfeuchtigkeit dienen und mit den zusammenfließenden Regentropfen zu Boden fallen. Gerade also jene Wetterlagen, bei welchen aufsteigende Luftsäulen die Sporen in für die weite Ausbreitung günstige Höhen emporheben, werden umgekehrt auf die hierdurch scheinbar sichergestellte Verfrachtung hemmend einwirken, indem die Abkühlung in der Höhe zur Wolkenbildung und meist auch zu Niederschlägen führt. Wenn man dann noch in Rechnung stellt, daß bei der Ausfällung durch den Regen die Spore ganz auf den Zufall angewiesen ist, wohin sie zur Keimung getragen wird, so erkennt man, daß schon eine ungeheure Zahl von Reproduktionskeimen dazu

gehört, um all den ungünstigen Einflüssen zu entgehen und man wird geneigt sein, für die Verbreitung der Zahl der Sporen eine größere Bedeutung zuzumessen als ihrer Kleinheit, deren einziger Vorteil, die Schwebefähigkeit, kaum je auch nur annähernd ausgenützt werden kann.

Gegenüber den erwähnten Faktoren, die sich zusammensetzen aus dem Vehikel — der Luftströmung —, und dem klimatischen und örtlichen Charakter des Wohnortes der Art und des Keimungsortes der vertragenen Spore, erweisen sich die gewöhnlich sehr viel mehr beachteten aktiven Verbreitungseinrichtungen als von ganz untergeordneter Größenordnung. Denn wenn es sich bei der Ausbreitungsfähigkeit einer Art eimal darum handelt, wie weit sie verfrachtet wird und hierfür Windstärke und Windrichtung maßgebend sind, ferner darum, an welchem Ort die Spore zur Keimung gelangt, wobei natürlich der Zufall die Hauptrolle spielt, so kommt daneben die besondere Art und Weise, wie die Spore ihrem Transportmittel übergeben wird, gar keine Rolle. Die Hauptsache ist, daß die Sporen ins Freie gelangen, und dies geschieht durch die Öffnung der Sporenkapsel. Ob diese nun kunstlos durch unregelmäßige Zerreißung der Wand oder unter Auftreten verwickelter Strukturen zustande kommt, ist für das Endergebnis durchaus belanglos, wie sich aus einer Vergleichung des Verbreitungsgrades verschieden organisierter Arten ergibt. Die verschiedenartigen Bautypen und ihre geringere oder höhere Leistungsfähigkeit haben also an der Verbreitbarkeit der Art wenig Verdienste, können demnach auch kaum durch Anpassung an besondere Bedürfnisse und Auslese besonders wirkungsvoller Konstruktionen entstanden sein. Als Beispiel wäre die weite Verbreitung einiger kleistokarper Arten anzuführen:

Pleuridium subulatum: Europa, Algier, Ostchina, Nordamerika.
Pleuridium alternifolium: Europa, Kaukasus, Nordamerika.
Astomum crispum: Europa, Ägypten, Algier, Japan, Nordamerika.
Phascum cuspidatum: Europa bis Kaukasus, Algier, Nordamerika.
Pottia bryoides: Europa, Kaukasus, Nordamerika.
Ephemerum serratum: Europa, Nordamerika.

Diese von der üblichen wesentlich abweichende Auffassung der Peristome und Elateren bedarf natürlich einer eingehenden Begründung, die in dem folgenden Abschnitt gegeben werden soll.

Ich schicke voraus, daß ich hierbei lediglich die bisher landläufige Ansicht von der Bedeutung eines solchen Aussaatapparates für die Verbreitungsfähigkeit der Art bekämpfe. Daß die Peristome

eine sehr leistungsfähige Kombination von Verschluß- und Öffnungseinrichtung sind, ja auch aktiv in die Ausstreuung der Sporen eingreifen, bestreite ich selbstverständlich nicht. Aber auch hier weiche ich in der Beurteilung von Nützlichkeit und Notwendigkeit der Strukturen nicht unwesentlich von der bisher herrschenden Meinung ab und fasse schon im voraus meine Ansicht darüber folgendermaßen zusammen. Für den Bautypus des Öffnungsapparates ist ausschließlich die innere Organisation verantwortlich. Für die Schwankungen und gradweisen Abänderungen, also auch die Entwicklungshöhe der betreffenden Einrichtung, sind eine Anzahl von inneren Korrelationen maßgebend, zu welchen einmal Raum- und Stellungsverhältnisse ganz allgemein, Entwicklungsdauer und Vorgänge bei den Teilungen im sporogenen Gewebe sowie der Sporenentwicklung gehören.

Die Funktion des Peristoms setzt sich aus zwei Leistungen zusammen: 1. Es öffnet und schließt die Kapselmündung nach Abwurf des Deckels. 2. Es regelt die Aussaat der Sporen zeitlich und quantitativ, zum Teil aktiv durch Schleuderbewegungen, zum Teil rein passiv nur durch Funktion 1.

Wenn man ohne teleologische Voreingenommenheit die beiden oft miteinander vereinten Funktionen des Peristomes betrachtet und sie beide getrennt nach ihrer Bedeutung für die Sporenaussaat einschätzt, so zeigt sich einmal zunächst die Tatsache, daß der passive Dienst des Kapselabschlusses und die damit verbundene Verlangsamung des Sporenaustrittes ganz allgemein von allen Peristomen, seien sie gebaut, wie sie mögen, geleistet wird. Die einfachsten Verhältnisse treffen wir in dieser Beziehung bei den Kapseln der Schistidien und Orthotrichaceen, deren Peristome sich bei Trockenheit öffnen und weitspreizend abstehen oder sich sogar zurückschlagen — ein Typus, der auch bei Splachnaceen, z. B. Tayloria, wiederkehrt —, bei Befeuchtung sich jedoch, ohne irgend nennenswerte Krümmungen auszuführen, wieder schließen, d. h. kegelförmig zusammenneigend ihre Ränder zu vollem Verschluß aneinanderfügen.

Dasselbe wird erreicht von den Peristomen des Dicranaceentypus, die sich zwar im trockenen Zustand nicht zurückschlagen, jedoch mit ihren unteren Teilen sich aufrichten und etwas bogig nach auswärts klaftern, während die beiden Gabeln der Zähne sich nach einwärts krümmen, aber doch nur soweit, daß sie die Mündung noch offen lassen. Außerdem werden auch durch die bogige Ausbauchung des unteren Peristomenteiles zahlreiche seitliche Durchlaßstellen geschaffen, die für das Entweichen der Sporen eine größere Bedeutung als die

zentrale Öffnung haben dürften. Im feuchten Zustand aber strecken sich die Zähne wieder fast gerade und kehren in die Stellung der geschlossenen Kuppel zurück, die sie innerhalb der bedeckten Kapsel eingenommen hatten.

Das gedrehte Barbula-(Tortula)-peristom zeigt mit dem vorhergehenden insofern Übereinstimmung, als im trockenen Zustand die basalen Zahnteile sich konvex nach außen krümmen und dadurch zwischen sich seitliche Lücken öffnen, während die oberen Zahnteile sich engschraubig zusammenwinden. Wenn auch im feuchten Zustand in gegenläufiger Bewegung eine fast völlige Aufdrehung des Peristombartes zustande kommt, so ist hiervon für die Sporenaussaat nicht mehr zu erwarten, da die Sporen durch den hohen Trichter der Peristomhaare einen weiteren und schwierigeren Weg ins Freie haben, als durch die im trockenen Zustand seitlich geöffneten Spalten, durch die sie in leichtbeweglicher pulvriger Masse, allerdings wegen der geringen Dosen makroskopisch kaum verfolgbar, bequem ausstäuben können. In diesen Bereich werden sie auch durch den Druck der schrumpfenden Kapselwandung leicht emporgehoben.

Einen noch vollkommeneren Verschluß liefern die doppelten Peristome des Bryum-Mnium- und Hypnaceentypus, zu welchem man biologisch auch die zahllosen Bauabänderungen bei den Hookeriaceen, Leskeaceen usw. rechnen darf. Hier ist die oft hochgeschlossene Haut des Endostomkegels mit ihren zierlichen Fortsätzen und Zwischengliedern an sich schon ein guter und dauernder Verschluß der Öffnung, der bei seinem Mangel an hygroskopischen Eigenschaften in feuchtem und trockenem Zustand seine Lage unverändert bewahrt. Es wäre aber unrichtig zu glauben, daß die Sporen ohne aktives Eingreifen der Peristomzähne dieses feinmaschige Sieb nicht verlassen könnten. Zwar gibt es hier bei den vollkommensten Formen in der Normallage keine seitlichen Öffnungen mehr, wenigstens keine solchen, die den Durchlaß von Sporen erlauben würden, aber an der Spitze zwischen den Endigungen der Fortsätze und Wimpern befindet sich eine enge zentrale Öffnung, durch die die Sporen trocken in kleinen Portionen austreten können, besonders bei Formen mit hängenden Kapseln (abwärts gerichteter Mündung), wo die Sporen schon infolge der Lage der Mündung durch die leichteste Erschütterung in das Peristomsieb hineinfallen. Diese einzige Öffnung wird nun im feuchten Zustand von den Spitzen der äußeren Peristomzähne geschlossen. Aber nicht nur dies, sondern die letzteren tauchen auch, durch eine starke Einwärtskrümmung ihres Fußteiles gezwungen, besonders wenn hier, wie an abwärts geneigten Kapseln

meist, die Wasseraufnahme einsetzt, tief in das Gefüge der zierlichen Endostomkuppel ein. Und hier beginnt erst jener Teil der Peristomfunktion, den man als den aktiven bezeichnet, da nunmehr durch die Bewegung der Peristomzähne die Sporen aus dem Kapselinneren nach außen befördert werden.

Der Vorgang selbst ist für Funaria von Goebel ausführlich geschildert worden. Ich kann mich deshalb darauf beschränken, hier lediglich das wesentliche hervorzuheben, nämlich die Tatsache, daß nicht eigentlich die sich bewegenden Zähne Schleuderbewegungen ausführen, sondern daß sie sich bei ihren Bewegungen in den Zackenfenstern und Wimpern des Endostoms verhängen, dann bei ihrer energischen Auswärtskrümmung im Moment des Austrocknens sich von ihnen ruckartig losmachen und so erst durch diese plötzliche Entspannung ballistische Kräfte entfalten, die zur Abschleuderung von mitgerissenen Sporen führen. Ganz entsprechend verhalten sich die meisten anderen Doppelperistome. Man hat ihnen bedeutende Wirksamkeit zugeschrieben und ihre Schleuderleistung gelegentlich auf 30 cm Entfernung festgestellt.

Es läßt sich auch nicht in Abrede stellen, daß ihnen hierdurch für die Entleerung der Kapseln eine gewisse Bedeutung zukommen kann, aber mindestens ebenso wichtig wie das Ausschleudern der einzelnen Sporen, welches zweifellos für die ersten in den Bereich des Peristomtrichters gelangten Sporen in Betracht kommt, ist die zerstörende Wirkung, welche das wiederholte Eintauchen und das darauf folgende Sichloslösen der Exostomzähne auf das zarte Gefüge des inneren Peristoms übt. Wenn wir diesen Teil der Tätigkeit des Außenperistoms besonders ins Auge fassen, so erkennen wir in dem scheinbar raffiniert auf Wurfleistungen abzielenden Mechanismus lediglich einen über längere Zeiträume verteilten und unter verwickelten Bewegungen zustande kommenden Öffnungsvorgang.

Bei unvoreingenommener Betrachtung erscheint uns daher der gesamte Apparat, wie er um den Apikalteil der Laubmooskapsel zustande gekommen ist, als ein aus mehreren Hüllen bestehender Verschluß, der bei der Öffnung der Kapsel in zeitlich aufeinander folgenden und qualitativ wie quantitativ verschiedenen Phasen gelöst wird. Der erste Schritt besteht im Abwerfen des Deckels. Diese Lostrennung der äußersten Hülle geschieht zumeist vollständig längs einer ringförmig auftretenden Spalte, wobei ein Ring (ein bis mehrere Querreihen verquellender Zellen) mitwirken kann oder nicht. Die nächste Hülle ist das Peristom, das entweder aus ein oder zwei Lagen besteht. Diese Hülle öffnet sich in Längsrissen, also senkrecht zu der beim Deckel

auftretenden Richtung. Die Risse sind vorgebildet durch zarte, unverdickt bleibende Zellwände, die resorbiert werden, während andere Teile, die wir als Peristomzähne bezeichnen, durch Membranauflagerungen eine ziemlich komplizierte Struktur erhalten. Die Resorption der dünnen Zellwände einerseits zwischen Deckel- und Peristomhülle, andererseits zwischen den Einzelzähnen und zwischen äußerem und innerem Peristom erfolgt sehr spät. Das ergibt sich daraus, daß erstens in voll entwickelten Kapseln das Peristom noch fest mit dem Deckel verbunden ist, ja daß sogar gelegentlich, z. B. bei Oreoweisia meridionalis und bei Meesea-Arten zwischen den Peristomzähnen bzw. Fortsätzen des Endostoms noch an der entdeckelten Kapsel eine zarte hyaline Haut ausgespannt ist.

Und manche Orthotrichaceen, deren Mündung anfangs noch von acht Paarzähnen umgeben ist, lassen erst nach der Entdeckelung, oft spät, eine Zerspaltung in 16 Einzelzähne folgen. Bei den meisten bleiben sie dauernd in Paarzähnen verbunden. Auch das beweist, daß es sich um einen allmählichen Öffnungsprozeß mit oft ganz zwecklosen Nebenerscheinungen handelt, wobei eine Hülle längs bestimmter Linien aufreißt.

Wenn man dagegen einwenden wollte, daß sich das Peristom vom Deckel doch wesentlich dadurch unterscheide, daß es an der Kapselmündung erhalten bleibt und hygroskopische Bewegungen ausführt, die mit der Sporenaussaat in Verbindung stehen, so darf darauf hingewiesen werden, daß dies auch der Deckel zuweilen tut (bei den stylostegen Arten besonders). Davon weiter unten. Beim Peristom handelt es sich dagegen um das Öffnen und Schließen von 8—32 Spalten, die in der Längsrichtung verlaufen und die in dieser regelmäßigen Anordnung und großen Zahl natürlich ein ganz anderes Bild liefern, als beim Deckel, der durch eine einzige ringförmige Spalte abgetrennt ist.

Daß man auch hier von einer sich öffnenden Hülle sprechen darf, rechtfertigt sich durch eine Vergleichung mit ähnlichen Öffnungsmechanismen in anderen Pflanzengruppen.

Bei allen akrogynen Jungermanniales öffnet sich die reife Sporenkapsel durch Aufspringen in vier Längsrissen. Bei manchen Arten, wie bei Madotheca, betrifft der Spaltungsprozeß nur den oberen Teil der Kapsel; das untere Drittel bleibt als becherförmige „Urne" stehen. Wir dürfen ohne weiteres diese Form mit der einer durch Abwurf des Deckels geöffneten Laubmoosurne mit vier breiten Peristomzähnen vergleichen.

Daß der Prozeß der Längsspaltung einer Hülle nicht immer auf die apikalen Teile der Kapsel sich beschränken muß, bezeugt Andreaea, bei der ähnlich den Jungermanniaceen ebenfalls vier Längsrisse auftreten, aber sie greifen weder zur Basis noch zur Spitze durch. Ihre Hygroskopizität läßt sie Öffnungs- und Verschlußbewegungen ausführen, die sich vollkommen mit denen von vier an der Spitze verbundenen Peristomzähnen vergleichen lassen.

Die Ähnlichkeit mit dem Peristomapparat der Eubryinales geht aber bei dem Subgenus Acroschisma von Andreaea noch weiter. Hier treten die Spalten tatsächlich im apikalen Teil der Kapsel auf und sind auf acht (2×4) erhöht. Die einzelnen, hier sehr kurzen Klappen die nur $^1/_7$ der Kapsellänge erreichen, verhalten sich in ihrer Stellung und ihren hygroskopischen Bewegungen genau wie acht Peristomzähne, ja ihre Struktur kommt durch die anatomische Verschiedenheit von Außen- und Innenschicht dem Bau von Peristomzähnen sehr nahe.

Wenn wir uns nun vorstellen, daß die bei Acroschisma beobachtete primitive Peristombildung sich verfeinert und in eine Tiefenschicht verlegt wird, wodurch eine doppelte Hülle entsteht, so erhalten wir zwanglos den Bau eines Laubmoossporogons mit Deckel und Peristom. Es könnte höchstens noch auffallen, daß die Spaltungsrichtung in der äußeren und inneren Hülle verschieden ist. Aber auch hier finden sich Vorbilder, die die Konstruktion des Moosperistoms weniger eigentümlich erscheinen lassen und erlauben, sie lediglich als einen Öffnungsmechanismus anzusprechen. Bei einigen Gasteromyceten kommt nämlich schon ähnliches vor. Der Fruchtkörper des Erdsternes (Geaster) besitzt nämlich auch eine doppelte Hülle, deren beide Schichten sich in verschiedenen Richtungen öffnen. Die äußere öffnet sich durch Längsrisse in „peristomartige“ hygroskopische Lappen oder Zähne (G. hygrometricus), die — nur viel gröber — das Spiel der Peristomzähne wiederholen; die innere ist eine viel zartere Haut mit zentraler Pore, welche einem primitiven inneren Peristom verglichen werden könnte. Bei mehreren Arten aber (G. limbatus usw.) besitzt diese innere Hülle eine scharf begrenzte kreisrunde Öffnung, wobei die apikale Scheibe nach Lage und Verlauf des Öffnungsrisses mit einem Deckel übereinstimmt. Hier sind die Verhältnisse nur umgekehrt: die äußere Hülle spaltet sich durch Längsrisse, die innere durch einen kreisförmig verlaufenden Querspalt! Übereinstimmend aber sind die Strukturachsen der beiden Hüllen hier wie bei den Moosen senkrecht zueinander gekreuzt. Und dieser Strukturwechsel kehrt wieder im feineren

Bau der Peristomzähne, welche von zwei antagonistisch wirkenden Membranen zusammengesetzt werden.

Wir kehren nun zur Bedeutung der Stylostegie zurück, auf die schon oben kurz hingewiesen wurde.

Bei allen stylostegen Moosen, wo der Deckel noch eine Zeitlang nach Öffnung durch seine zentrale Anheftung an die stehen bleibende Kolumella über der Kapselmündung verbleibt, treten gleichfalls hygroskopische Öffnungs- und Schließbewegungen auf, die durch Schrumpfungs- bzw. Quellungsvorgänge der Kapselwandung hervorgebracht werden. Hier wird man aber kaum von einem Aussaatmechanismus sprechen können, denn einmal wird das Verbleiben des Deckels keine Förderung oder Sicherung der Aussaat bewirken und dann zeigt sich auch die Tatsache, daß Stylostegie, die man meist in Zusammenhang mit fehlendem Peristom gebracht und dementsprechend als Ersatz für dasselbe betrachtet hat, auch bei sehr vollkommenen Peristomen, z. B. bei Climacium, vorkommt. Eine Mittelstufe zwischen rasch und vollständig sich entdeckelnden und stylostegen Kapseln nehmen die Sporogone von Schistidium, Scouleria einerseits und Entodon andererseits ein. Hier wird das Stadium zwischen Öffnen der Ringspalte und Abfallen des Deckels zwar gegenüber denen mit Stylostegie etwas verkürzt, doch bleibt der Deckel bei ihnen noch nach der Trockenentfaltung der Peristomzähne eine Weile über der Mündung schwebend erhalten. Im ersteren Fall (Schistidium und Scouleria) fällt er erst allmählich mit der an ihrer Basis abbrechenden Kolumella ab, im zweiten löst er sich an der Spitze der stehen bleibenden und die Mündung überragenden Kolumella los.

Die Bedeutung dieser Zwischenformen für die Sporenaussaat ist ganz unverständlich, da zum Teil voll entwickelte Peristome vorhanden sind. So ist es auch nicht möglich, das Auftreten echter, voll ausgebildeter Stylostegie als Kompensationseinrichtung für ein fehlendes Peristom zu deuten. Denn nicht nur kommt vollkommene Stylostegie auch bei normalen Peristomen vor, sondern umgekehrt fehlen auch den meisten peristomlosen Moosen bleibende Deckel, so allen Hedwigiaceen, Anoectangium, Molendoa, Lorentziella usw. und fast allen peristomlosen Arten normal peristomführender Gattungen.

Beziehungen zur Sporenaussaat und selbst zum Schutz der Kapselmündung sind also nicht zu erkennen. Daß ein lang bleibender Deckel einen Schutz bieten kann, wird dadurch nicht bestritten. Zum letzteren Punkt wäre namentlich noch zu bemerken, daß die Fähigkeit der

Peristome zur Abhaltung des Wassers vom Kapselinnern im allgemeinen sehr überschätzt wird. Wenn man z. B. eine frisch geöffnete Mniumkapsel (also mit unbeschädigtem Peristom) 12 Stunden im Wasser läßt, so findet man nachher die Sporenmasse bis zum Grund der Kapsel voll Wasser gesogen. Und eine solche Dauer der Benetzung ist doch in Regenperioden, die gerade zur Zeit der Kapselreife im Mai recht häufig sind, nichts Ungewöhnliches. Schädigungen durch Befeuchtung treten aber auch nur dann ein, wenn die Sporen im Kapselinnern zu keimen anfangen. Das erfolgt aber doch durchschnittlich erst nach längerer Zeit. Wenn wirklich vorübergehendes Eindringen von Wasser so schädlich wäre, so könnte man gerade die hygroskopischen Bewegungen des Außenperistoms dafür verantwortlich machen. Denn die erste Folge der Befeuchtung ist ja, wie wir gesehen haben, ein energisches Einwärtskrümmen der Zähne, wodurch der enggefügte Verschluß des Endostoms gelockert und somit das Eindringen von Wasser durch die verbreiterte Öffnung erleichtert wird.

Die gewöhnlichen ballistischen Bewegungen haben auch nur dann einen Zweck, wenn feuchte und trockene Luftströmungen oft miteinander wechseln. Solange es sich aber nur um feuchtigkeitsgesättigte Luft und nicht um tropfbar flüssiges Wasser handelt, sind auch die Bewegungen des Peristoms nicht so energisch, daß es zu einem Eintauchen der Außenzähne in den Endostomtrichter und beim Zurückbiegen zu Zerrungen und Entspannungen käme, sondern die Außenzähne neigen nur leicht zusammen, und zwar zu der Stellung, die sie in der geschlossenen Kapsel eingenommen haben. Daß hierbei kein Ausschleudern von Sporen stattfinden kann, versteht sich von selbst. Etwas ganz anderes ist es, wenn die Basis der Peristomzähne benetzt wird. Dann erfolgt jenes energische Einkrümmen und bei wiederkehrender Austrocknung die Rückwärtsbewegung der Zähne und Abschleuderung der Sporen. Das kann natürlich im Experiment leicht ausgeführt werden. In der Natur tritt dieser Fall nur bei Regen ein. Nur fehlt dann wohl gewöhnlich die darauf rasch folgende Austrocknung, welche ja notwendig zu der Sporenaussaat gehört. Viel wahrscheinlicher ist der Eintritt des oben geschilderten Falles, daß zum mindesten die im Peristomtrichter vorhandene Sporenmasse gründlich durchnäßt wird und dann auch beim schließlichen Einsetzen des Mechanismus sich im schlechtesten Zustand zu der bezweckten Ausschleuderung befindet. In Wirklichkeit wird sich der Vorgang derart abspielen, daß zwar Sporen bei der Rückwärtsbewegung der Zähne aus dem Endostomtrichter herausgerissen werden, aber an den Exostomzähnen und den feinen Endigungen des

Innenperistoms hängen bleiben, bis vollständige Austrocknung der zusammengeklebten Masse die Trennung der einzelnen Sporen gestattet. Diese wird dann aber durch die Luft und nicht durch die aktiven Bewegungen des Peristoms herbeigeführt werden, d. h. auch ohne irgendwelche ballistische Leistungen gelangen die Sporen ins Freie. Und dies um so mehr durch die fortschreitende Zerstörung der inneren Hülle. Namentlich die zarten Wimpern pflegen sehr rasch den groben Angriffen der dicken Exostomzähne zum Opfer zu fallen, wodurch die Spalten zwischen den Fortsätzen erweitert werden. Nun gelangen prisenweise auch die bisher noch in der Tiefe der Kapsel ruhenden Sporen zur Entleerung, indem sie durch Erschütterung (Wind, auffallende Wassertropfen, herumkletternde Insekten usw.) in den Endostomtrichter hineinfallen und hier durch die Lücken ausstäuben. Bei Kapseln mit nach oben gewendeter Mündung ist die Wirkung der Zentrifugalkraft, welche bei Erschütterungen entbunden wird, die gleiche, wenn auch nicht so ausgiebige. Wenn Pfähler sagt, daß die tanzenden Seten von Funaria nie für sich zur Ausschleuderung der Sporen führen, so ist das eigentlich eine Selbstverständlichkeit. Denn bei diesen hygroskopischen Drehungen handelt es sich um eine fortwährende Einstellung aufs Gleichgewicht, wobei natürlich keine ballistischen Kräfte frei werden können. Von außen kommende Erschütterungen sind also sehr wesentlich. Daß, abgesehen von Funaria und einigen ähnlich organisierten Arten, ohne solche Antriebe eine Entleerung der Kapseln, lediglich durch das hykroskopisch bewegte Peristom nicht zustande kommt, ist durch den Versuch festzustellen, wenn man das Spiel der Peristomzähne durch abwechselndes Anfeuchten und Trocknenlassen ohne Erschütterung an horizontal gelegten Kapseln öfters wiederholt. Große Kapseln von Mnium arten eignen sich zur Beobachtung besonders gut. Man kann sich leicht überzeugen, daß nur anfangs, solange noch eine gewisse Menge von Sporen in dem ursprüchlich abwärtsgerichteten Peristomtrichter liegt, die Schleuderbewegung bzw. das Herausangeln durch die äußeren Peristomzähne Erfolg hat. Später werden die Sporen unerreichbar und es bedarf daher irgend eines Anstoßes, der in der Natur auf vielerlei Arten zustande kam, um wieder eine gewisse Menge von Sporen in den Endostomtrichter zu treiben. Daß aber in diesem Fall auch ohne Mitwirkung der äußeren Peristomzähne Sporen ins Freie gelangen können, läßt sich wieder sichtbar machen, indem man Kapseln, welche von dem äußeren Peristomkranz befreit sind, durch Anstoßen mit der Nadel oder durch Auffallenlassen auf der Unterlage zur wiederholten Abgabe von Sporen veranlassen kann.

Wenn Steinbrink bei seinen Versuchen hiermit keinen Erfolg hatte, so mag einmal auch der von ihm erwähnte Umstand daran schuld sein, daß er frisch entdeckelte Kapseln, in welchen die Sporenmasse noch feucht war, verwendete. An länger geöffneten Kapseln stäubt gagegen das Sporenpulver leicht aus, besonders wenn schon Lücken im inneren Peristom entstanden sind.

Wie wenig wesentlich die aktive Mitwirkung der Peristomzähne bei der Aussat ist, geht aus dem bei allen Polytrichaceen auftretenden Typus hervor, bei welchem die Peristomzähne, mit ihren Spitzen an das bekannte Epiphragma stoßend, bei Anfeuchtung und Austrocknung nur ganz schwache Bewegungen ausführen, jedenfalls in die Aussaat in keiner anderen Weise eingreifen, als indem sie die Lücken ihres Reusenapparates erweitern oder verengern. Trotzdem und trotz des erschwerenden Umstandes, daß bei einem großen Teil der Polytrichumarten die Mündung der geöffneten Kapsel nach oben geöffnet ist, stäuben die Sporen mit Leichtigkeit aus. Hier können nur Erschütterungen der langen steifen Seten die Triebkraft liefern.

Aber selbst, wo diese fehlt, muß es für die Sporen nicht allzu schwierig sein ins Freie zu gelangen, vorausgesetzt, daß nur die Öffnung genügt. Wenn nicht die Kapselwandung mit ihren Kontraktionen imstande wäre, die Sporen allmählich an die Kapselmündung emporzuheben, so wäre es schlechterdings unverständlich, wie z. B. die Sporen einer Barbula aus der Kapsel hinausgelangen sollten. Die Kapseln sind lang und schmal, die Mündung nach oben gerichtet und die Peristomzähne außerstande, irgendwie aktiv in die Heraufbeförderung einzugreifen. Trotzdem stäuben die Sporen zwischen den Barthaaren regelmäßig aus.

Es ist nun allerdings klar, daß die Schrumpfung der Kapselwand und die dadurch hervorgebrachte Emporquetschung der Sporen nicht für den gesamten Inhalt genügen kann. Sie wird immer nur erst den Anfang hierzu bilden. Später kommt noch eine andere Kraft hinzu, die allerdings nur bei weitergeöffneten und besonders peristomlosen Formen voll zur Geltung gelangen kann, nämlich die Luftsaugung. Wenn nämlich ein starker Luftstrom über eine geöffnete Kapselmündung hinweggeht, so muß notwendig in dem Hohlraum eine Luftverdünnung bzw. Saugung eintreten und bei dieser Gelegenheit müssen die darin befindlichen Sporen gewissermaßen ausgepumpt und von dem gleichen Luftstrom weggeführt werden. Auf diese Weise vollzieht sich die Sporenentleerung bei den meisten aufrechten und wohl allen peristomlosen Formen und es ist bemerkenswert, daß diese Ausstreuungsart

durchaus sicher funktioniert, also zweifellos den Mangel eines Peristomes gar nicht fühlbar werden läßt. Darauf ist denn auch die Tatsache zurückzuführen, daß die Verbreitung der Arten ohne Peristom oder mit einem inaktiven in keiner Weise hinter der mit hochentwickeltem aktiven Peristom zurücksteht. Schistidium apocarpum und zahlreiche andere Grimmien, auch die Orthotrichen und Trichostomaceen liefern hierfür genügende Beweise (Tortula muralis, Barbula unguiculata usw.). Am beweiskräftigsten sind wohl die peristomlosen Hedwigiaceen, von denen Hedwigia albicans und Hedwigidium imberbe, ohne Ruderalmoose zu sein, weltweite Verbreitung besitzen, also offenbar eine durchaus ausreichende Sporenaussaat haben.

Wir erkennen also auch aus den Tatsachen der Verbreitung, daß die größere oder geringere Vollkommenheit des Peristomes in keinem Zusammenhang mit der Ausbreitungsfähigkeit der Arten steht.

Wenn überhaupt die Peristome eine so hervorragende biologische Bedeutung hätten, wie ihnen gewöhnlich zugeschrieben wird, so müßte man doch erwarten, daß in bestimmten biologisch und ökologisch einheitlichen Gruppen auch der Peristomtypus einigermaßen einheitlich sei, daß also z. B. Formen mit kurzgestielter Kapsel und also erschwerter Sporenaussaat die vollkommensten Schleudermechanismen ausgebildet hätten. Dies ist aber, wie jede Analyse irgendeiner Standortsgemeinschaft zeigt, nicht der Fall. Dagegen sind Struktur und Funktion eines Peristomtypus jeweils innerhalb einer systematischen Gruppe recht gleichartig ausgebildet und jeder enthält Vertreter der verschiedensten biologischen Sippschaften.

Dabei liegt auch nicht der Circulus vitiosus vor, daß man etwa das System nach biologischen Merkmalen aufgebaut hätte, ein Fall, bei welchem das Zusammentreffen gleichartiger Peristome in derselben „Verwandtschaft" natürlich nicht wundernehmen könnte. Aber die systematischen Stammreihen sind nicht nur nach Peristomen, sondern ebensowohl nach den Bauverhältnissen des Gametophyten aufgestellt, die selbstverständlich in keinem Zusammenhang mit den Strukturen des Sporophyten zu stehen brauchten, wenn diese rein biologisch aufzufassen wären. Es wird immer übersehen, daß ein Merkmal zugleich biologisch bedeutsam (also gewöhnlich als Anpassung betrachtet) und vererbungsstet, also in der betreffenden stofflichen Organisation begründet sein kann. Peristomlosigkeit ist zwar bei den meisten Moosen lediglich auf funktionelle Reduktion zurückzuführen, so bei Physcomitrium, Pottia usw. und zahlreichen Arten, die nach ihrem ganzen

übrigen Bau einer bestimmten Gattung angehören, aber in ihr peristomlos neben hochentwickelten Peristomformen stehen. So z. B. Bartramia subulata, Orthotrichum gymnostomum, Streblotrichum bicolor usw. Bei den Hedwigiaceen aber ist die Peristomlosigkeit wohl als Organisationsmerkmal aufzufassen und in keiner Weise mit irgendwelchen ökologischen Bedingungeu in Zusammenhang zu bringen, wie dies umgekehrt bei den Arten mit reduziertem Peristom fast überall gelingt.

Die Hedwigiaceen, die auch in ihrem Gametophyten enge Übereinstimmungen zeigen, enthalten sehr verschiedene biologische Vertreter (extreme Xerophyten wie Hedwigia und Hedwigidium neben Hygrophyten wie Rhacocarpus, Formen mit stiellosen eingesenkten Kapseln und dadurch denkbar erschwerter Sporenaussaat neben solchen mit langen Sporogonstielen — Braunia und Rhacocarpus — und daher ganz anderen Ausstreubedingungen), aber trotzdem sind sie mit Ausnahme einer einzigen Art (Braunia peristomata) alle vollkommen peristomlos. Daß sie aber nichts desto weniger eine starke Ausbreitungsfähigkeit haben, wurde schon erwähnt. Es wäre noch ergänzend hinzuzufügen, daß auch die Gattung Rhacocarpus südhemisphärisch eine gewaltige Expansionskraft besitzt und Braunia in zahlreichen Arten sich die Trockengebiete aller Kontinente (mit Ausnahme des australischen) erobert hat, auch einzelne Arten besitzt, die innerhalb der Moosgenossenschaften durch häufiges und massiges Auftreten sich hervortun. Also lauter Eigenschaften, die man nur von sehr verbreitungsfähigen Moosen erwarten kann. Dabei ist von keiner einzigen Hedwigiacee vegetative Vermehrung bekannt, so daß also ihre weite Verbreitung ausschließlich auf Rechnung der peristomlos ausgesäten Sporen zu setzen ist!

Angesichts dieser Tatsachen fällt es schwer, an den großen Wert verwickelter Aussaatvorrichtungen zu glauben. Wohl kann man einräumen, daß bei dem komplizierten Verschluß, wie ihn ein doppeltes Peristom darstellt, aktive Schleudervorrichtungen von Wert sein können. Aber die mit ihnen verbundenen Vorteile sind ja stets durch die daneben vorhandenen Erschwerungen durch doppelten Verschluß, Mangel hykroskopischer Bewegungen des inneren Peristoms usw. ausgeglichen und man kann doch nicht wohl den Vorteil auf der einen Seite rühmen, ohne dabei auch der Nachteile auf der anderen zu gedenken. Denn zusammengenommen leisten die beiden Strukturen dasselbe und nicht mehr, als die einfachsten Konstruktionen, die doch für die Erhaltung der Art vollauf genügen. Durch Selektion können sie also wohl nicht entstanden sein; denn Besitz oder Nichtbesitz entschieden wohl kaum

über die Erhaltung der Art. Es bleibt also nur die Entstehung aus inneren Ursachen, die, der stofflichen Verschiedenheit entsprechend, in verschiedenen Verwandtschaftsreihen zu verschiedenen Bauweisen Anlaß gegeben haben.

Man könnte zwar bei der räumlichen Verteilung der funktionell verschiedenartigen Typen daran denken, daß die passiven Peristomformen hauptsächlich an den windzugänglichen Stellen vorkämen, während die aktiven Konstruktionen vorzugsweise an Standorte mit ruhenden Luftschichten, also besonders Waldboden, gebunden seien. Eine gewisse Beziehung in dieser Richtung drängt sich gewiß zunächst auf. Denn eine große Zahl der Arten mit aktivem Peristom sind Waldbewohner, so die häufigsten Hypnaccen, Thuidien und Mniumarten. Aber das sind doch nur ganz oberflächliche Feststellungen, die durch genauere Analysen eine starke Einschränkung erfahren. So sind z. B. die Waldbewohner Polytrichum formosum und P. commune, Catharinaea undulata, Pogonatum aloides, alles gemeine und meist in Massenwuchs verbreitete Moose, nicht im Besitz eines aktiven Peristoms und umgekehrt besitzen windexponierte Stellen eine reiche Flora an Arten mit aktiven Peristomen, so zahlreiche Bryumarten an Mauern und Kiesplätzen, Funaria hygrometrica und Ceratodon purpureus, die alle beträchtliche ballistische Leistungen entfalten, aber doch gewiß ihre Sporen ebensogut ohne Hilfe des Peristoms los würden, wie z. B. die zahllosen Grimmia-, Orthotrichum-, Barbula- und Tortula-Arten ähnlicher Standorte.

Die Dinge liegen eben so, daß der Verfechter einer Meinung sich leicht passende Beispiele zusammenstellen kann, sofern er es nur versteht, die seiner Theorie sich fügenden Fälle zu übersehen. Wie überzeugend klingt die Zusammenstellung:

Mnium, Eurhynchium, Hypnum, Plagiothecium, Thuidium usw. (aktive Peristome, Wald, geringe Luftbewegung).

Grimmia, Orthotrichum, Barbula (inaktive Peristome, offene Stellen, starke Luftbewegung).

Aber man könnte ebensogut eine andere Tabelle aufstellen:

Polytrichum, Catharinaea, Pogonatum, Diphysicum, Buxbaumia, Tortula subulata (inaktive Peristome, Wald, geringe Luftbewegung).

Bryum caespiticium, B. argenteum, Funaria, Ceratodon (aktive Peristome, offene Stellen, starke Luftbewegung),

die mit dem gleichen Recht das Gegenteil beweisen würde, nur daß hierzu ganz andere Beziehungen gefunden werden müßten. Denn nach

der obigen Deutung der aktiven Peristome als Ersatz für den aussaugenden Wind wäre die zweite Zusammenstellung natürlich sinnlos.

Aber gute Erklärer würden vielleicht auch hier Beziehungen ausfindig machen. So z. B. könnte man anführen, daß aktive Peristome nur dort von Bedeutung sein können, wo rascher Wechsel von Feuchtigkeit und Trockenheit das hygroskopische Spiel der Zähne begünstigt, also in offenem Gelände, wo Sonne und Wind für rasches Trocknen der vom Morgentau angefeuchteten Rasen sorgen; im Wald mit seinen stagnierenden Luftmassen und der viel gleichmäßigeren Luftfeuchtigkeit könnte ein ausgesprochen hygroskopischer Apparat gar nicht zur Geltung gelangen.

Auch das klingt plausibel und ist doch gerade das Gegenteil von dem, was oben gesagt wurde und wozu eine mindestens ebenso sinnvolle Erklärung zur Verfügung stand. Außerdem steht es im Widerspruch mit der tatsächlich weiten Verbreitung aktiver Peristome im Waldinneren.

Dieses Beispiel soll nur zeigen, wie wenig eigentlich dazu gehört, derartige Zweckmäßigkeitsdeutungen zu geben und wie wenig damit erklärt wird.

Etwas anderes ist es, wenn wir Beziehungen im Sinne der Goebelschen Korrelationen, also innerlich begründete Zusammenhänge aufsuchen. Solche bestehen nämlich bei den Peristomen, wenn sie auch nicht immer lückenlos ohne (vielleicht nur scheinbare) Ausnahme feststellbar sind.

Es wäre im nachstehenden zu untersuchen, in welchem Zusammenhang die Ausbildung des Peristoms zu folgenden vier Eigenschaften des Sporophyten steht: 1. Stellung der Sporenkapsel, bzw. Lage der Mündung, 2. Weite der Öffnung, 3. Größe der Sporen, 4. Entwicklungsdauer.

Es ist vorauszuschicken, daß es sich nur um Vergleichungen innerhalb baulich gleichartiger, also auch verwandtschaftlich einheitlicher Gruppen handeln wird. Denn es ist nicht ohne weiteres möglich, Vertreter grundverschiedener Organisationstypen miteinander zu vergleichen. Die durch den Bauplan gegebenen Verhältnisse sind so beherrschend, daß absolute Beziehungen sehr schwer festzustellen wären, wogegen die relativen Beziehungen innerhalb natürlicher Gruppen auf der Hand liegen.

ad 1. Es scheint eine durchgehende Beziehung zu sein, daß die höchst entwickelten Peristome zusammenfallen mit einer Neigung der Kapsel, d. h. mit der Verschiebung der Mündung nach unten. Dies

ist natürlich nur in solchen Reihen verfolgbar, wo beiderlei Formen, mit nach oben und nach unten gerichteter Mündung vorkommen.

So z. B. bei den Funariaceen. Die radiären und aufrechten Kapseln von Entosthodon mit einfachem, oft stark reduziertem Peristom stehen höchst entwickelten Typen mit oft doppeltem Peristom bei den Funariaarten mit nach abwärts gerichteter Öffnung gegenüber. Bei den Bryaceen haben die Arten mit abwärts gerichteter Mündung vollkommene Peristome mit ausgebildetem Wimpernkranz und Queranhängseln, während die aufrecht stehenden Kapseln mit nach oben gerichteter Mündung, wie Brachymenium und Orthodontium eine mehr oder weniger weit gehende Reduktion des Peristomes erkennen lassen. Bei den Mielichoferien, die ihre Kapselmündung sehr häufig nach oben wenden, ist das äußere Peristom ganz reduziert, das innere sehr lückig. Bei den Mniaceen besitzen alle Arten mit hängenden oder geneigten Kapseln sehr wohl ausgebildete Peristome. Orthomnium mit radiärer, aufrechter Kapsel hat nur ein einfaches, funktionell untüchtiges Peristom. Unter den Bartramiaceen besitzt Plagiopus mit fast genau nach oben gerichteter Kapselöffnung ein etwas reduziertes inneres Peristom. Die ganz aufrechte Kapsel von Bartramia subulata ist peristomlos, die ähnlich gestaltete Kapsel von Bartramia stricta besitzt nur ein einfaches Peristom, während die Arten mit stark seitlich geneigter Mündung, z. B. B. Halleriana und die meisten Philonotisarten, mit vollkommenem Peristom versehen sind. Vielleicht steht hier auch die Reduktion mit der parallel auftretenden Verengerung der Kapselmündung im Zusammenhang.

Während in diesen akrokarpen Familien die aufgezeichneten Beziehungen durchgängig auffindbar sind, liegen die Dinge bei den Pleurokarpen wesentlich schwieriger. Hier hat sich im Isobryinen Peristomtypus die Entwicklung ganz allgemein auf eine Stufe erhoben, wie sie sich bei den Akrokarpen nur im Zusammenhang mit geneigter bis abwärts gerichteter Kapselmündung vorfindet.

ad 2. Die Beziehungen zwischen Peristom und Mündungsweite wurden oben schon kurz berührt. Sie sind nicht überall aufzufinden. Während bei den Bryaceen eine gewisse Parallelität zwischen diesen beiden Größen zu erkennen ist, so daß also die Eubryumkapsel mit vollkommenem Peristom auch zugleich weite Mündung besitzt, während die reduzierten Formen von Cladodium und Ptychostomum im allgemeinen engmündig sind und die reduziertesten Peristome bei Mielichhoferia und Haplodontium mit im allgemeinen sehr engmündiger Kapsel zusammen gefunden werden, so zeigen die Funariaceen hierin so gut wie keine

Abhängigkeit. Die Kapsel von Funaria hygrometrica mit ihrem vollkommenen Peristom ist fast ebenso engmündig wie die peristomlosen Formen von Entosthodon, und die weitesten Mündungen treffen wir bei Physcomitrium mit aufrechten und peristomlosen Kapseln.

Wenn man dem Peristom eine besondere Funktion für die Sporenaussaat zuschreibt, muß man auch erwarten, hier fein abgestimmte Unterschiede je nach Lage und Weite der Mündung zu begegnen. Diese gehen aber lange nicht so weit, daß klare, gradweise gestufte, mit bestimmten Faktoren (Weite der Mündung und Richtung der Kapsel) sich ändernde Konstruktionen erkennbar würden. Im allgemeinen kann man nur feststellen, daß überall der Verschluß der Kapsel genügt und ein allmähliches Ausfallen der Sporen gewährleistet ist[1]). In den meisten Fällen aber wird — an den einfachsten gut und sicher wirkenden Strukturen gemessen — ein Zuviel an Einrichtungen hervorgebracht, so daß sich auch hier Goebels Satz bewährt, daß die Mannigfaltigkeit der Formen viel größer ist als die Bedürfnisse.

ad 3. Die Auffassung des Peristoms als eines Sporensiebes wird dagegen recht gut gestützt durch die fast allgemein zu machende Beobachtung, daß das Netz- und Gitterwerk des Zahnapparates desto feiner und zarter gegliedert ist, je kleiner die Sporen sind. Aus dieser Betrachtung scheiden natürlich alle die Peristome aus, die — nach ganz anderem Prinzip gebaut — auch keine Anhaltspunkte zu einem Vergleich bieten, also die aus ganzen hufeisenförmigen Zellen gebildeten Peristomzähne von Polytrichum, die ja auch mit einem Diaphragma zusammenwirken, die vier dicken Kegelzähne von Georgia und die Hauttrichter der Buxbaumiaceen.

Aber unter den Peristomen von Eubryineentypus sind die vorstehenden Beziehungen fast durchwegs und mit großer Gesetzmäßigkeit nachweisbar. Es ist lohnend, dies in einer größeren Zahl von Familien und engeren Verwandtschaftskreisen zu verfolgen. Natürlich wird man auch hier nicht ausschließlich den Zahnapparat des Peristoms zu betrachten haben, sondern die Gesammtheit der mit ihm zusammenwirkenden Teile, also auch die Kapselmündung, Deckel und Kolumella.

Sporengrößen.

Gut entwickelte Peristome.	Reduzierte Peristome oder peristomlos bis kleistokarp.
Ditrichum 0,008—0,018 mm	Pleuridium 0,021—0,030 mm
Barbula, Tortella 0,007—0,013 mm	Barbula bicolor 0,021—0,028 mm

1) So gibt es z. B. keine peristomlosen Kapseln mit abwärts gerichteter Mündung.

Tortula 0,008—0,016 (0,020) mm	Tortula leiostoma 0,024—0,032 mm
	Tortula polyseta 0,020 mm
Pottia (Peristom schwach) 0,018 bis 0,025 mm	Pottia (ohne Peristom) 0,024 bis 0,038 mm
	Acaulon 0,035—0,050 mm
Funaria 0,013—0,026 mm	Funaria (mit rudimentärem inneren Peristom) 0,030—0,035 mm
	Entosthodon 0,026—0,035 mm
	Physcomitrium 0,026—0,045 mm
	Ephemerum 0,050—0,080 mm
Splachnum, Tetraplodon 0,008 bis 0,012 mm	Dissodon 0,024—0,042 mm
Eubryum 0,008—0,022 mm	Cladodium, Ptychostomum 0,018 bis 0,048 mm
Pohlia 0,010—0,028 mm (größte bei P. cucullata mit kurzen hinfälligen Wimpern)	Mielichhoferia 0,012—0,030 mm
	Brachymenium 0,040—0,050 mm
	Acidodontium 0,030—0,040 mm
Trematodon 0,040—0,060 mm	Bruchia 0,028—0,035 mm
	Sporledera 0,024 mm
Eu-Bartramia 0,014—0,024 mm	Bartramia subulata 0,024—0,032 mm
Vaginella 0,024—0,035 mm	
	Bartramia breviseta 0,032—0,040 mm
Conostomum boreale 0,035—0,048	Conostomum cleistocarpum 0,052 mm
Pseudoleska 0,010—0,020 mm	Leskeadelphus 0,020—0,025 mm (inneres Peristom rudimentär)
Leska 0,008—0,016 mm	Lindbergia 0,025—0,030 mm (inneres Peristom fehlend)
Pterigynandrum filiforme var. decipiens 0,010—0,014 mm (Fortsätze so lang als die Zähne)	Pterigynandrum filiforme (typicum) 0,012—0,018 mm (Fortsätze rudimentär).

Fast alle Hypnaceen und Brachytheciaceen mit voll entwickeltem Peristom haben kleine Sporen.

In manchen Fällen verwischen sich die Beziehungen dadurch, daß erstens die miteinander verglichenen Gattungen nicht unmittelbar aus einer geschlossenen Entwicklungsreihe stammen und infolgedessen der jeweilige Organisationsfaktor, der natürlich bei der Sporengröße ebenfalls mitspricht, gewisse Abweichungen hervorbringt, zweitens die Größe der Sporen sehr oft auch noch von rein biologischen Faktoren abhängt,

die nicht in gleicher Weise auf das Peristom einwirken, d. h. daß die Entwicklung der Sporen ihre eigenen Wege einschlägt. So finden wir namentlich bei Bewohnern feuchter Standorte und rasch erfolgender Keimung häufig besonders große Sporen (Acidodontium, Macromitrium, Brachymenium, Cryphaea, Pylaisia ovicarpa usw.), welche oft nur Vorstufen darstellen zu den seltenen Fällen, wo schon innerhalb der Kapseln und noch innerhalb der Sporenhaut eine Art Vorkeimung stattfindet, die durch Zellteilungen erkennbar wird und zuweilen zu großen Zellkörpern führt (Cryphaea, Cleistostoma, Dicnemonaceen, vereinzelt Cinclidotus riparius).

Diese vielerlei verwickelten Beziehungen machen es unmöglich, einfach statistisch mit Durchmesserzahlen zu operieren. Zu ihrer richtigen kritischen Verwertung gehört genaueste Kenntnis der Arten und ihrer systematischen Stellung. Sonst wird man sich bald vor einem unentwirrbaren Chaos von Widersprüchen befinden. Unter Berücksichtigung jedoch aller in diese Beziehungen hineinspielenden Einflüsse (innerer und äußerer Art) wird man doch gewisse Zusammenhänge finden, zwar keine Beweise dafür, daß die vorhandenen Einrichtungen einer Lebensnotwendigkeit der betreffenden Pflanze entsprechen, aber dafür, daß die Entwicklung des Sporogons unter Wahrung eines gewissen Gleichgewichtszustandes vor sich geht und trotz aller Verwischungen bestimmte „Beziehungen“ zwischen den einzelnen Teilen vorhanden sind.

ad 4. Eine Abhängigkeit der gesamten Sporogonausbildung und mit ihr der Sporen und des Peristoms von der Zeit ihrer Entwicklung ergibt sich bei Vergleichung der extrem organisierten Typen ohne weiteres. Alle kleistokarpen Moose haben eine rasche Entwicklung der Sporenkapsel im Vergleich zu den Arten mit wohlausgebildeten, also besonders doppelten Peristomen. Eine bloße Vergleichung der Zahlen über die Reifedauer der Grimmeschen Tafel genügt aber für die Entscheidung der Frage, ob hier eine allgemeine Gesetzmäßigkeit vorliegt, nicht. Denn viel wichtiger, als die Dauer der Entwicklung vom befruchteten Ei bis zur Sporenreife ist die Jahreszeit, in welche sie (bei kürzerer Dauer als ein Jahr) fällt, namentlich die Zeit, in welcher sich die Peristomentwicklung vollzieht, d. h. es kommt in erster Linie darauf an, unter welchen allgemeinen Lebensbedingungen die Kapsel im letzten Stadium ihre Ausbildung erfährt, auf die Intensität der Stoffwechsel-, Teilungs- und Wachstumsvorgänge im Gewebe des Sporophyten, der durch eigene assimilatorische Tätigkeit zum mindesten die Stoffe für den Peristomaufbau und die Speicherung von Reservestoffen in den

Sporen liefert. Denn die halbparasitischen Eigenschaften des Sporophyten kommen doch nur in der allerersten Zeit der Entwicklung voll zur Geltung. Ohne hier nun auf weitere Einzelheiten einzutreten, deren breite Erörterung einen zu großen Raum beanspruchen würde, muß nur festgestellt werden, daß der Grad der Peristomausbildung wohl stark von der Entwicklungsdauer und den Ernährungsverhältnissen des Sporophyten beeinflußt wird. Wenn wir nämlich die kleistokarpen und peristomlosen Moose nach ihren ökologischen Verhältnissen beurteilen, so zeigt sich, daß sie meist in irgendeiner Hinsicht schlechter gestellt sind als die überwiegende Zahl der Moose mit vollständigem Peristom. Und zwar können wir hier zwei biologische Gruppen mit jeweils ungünstigen, wenn auch auf verschiedene Ursachen zurückführenden Lebensbedingungen unterscheiden.

Die erste enthält die Formen mit überhaupt kurzer Lebensdauer, bei denen sich die Entwicklung von keimender Spore zu reifer Spore rascher als im Umfauf eines Jahres abspielt. Bei ihnen fällt auch die Ausbildung des Sporogons wohl ausnahmslos in den Winter. Also erstens kurze Dauer der Entwicklung und dann auch weniger gute Ernährungsbedingungen. Zu dieser raschen Entwicklung sind namentlich diejenigen Moose gezwungen, deren Standortsnatur nur einen Teil des Jahres hindurch die notwendigsten Lebensbedingungen bietet, also Bewohner rach sich ändernder Orte, deren Oberfläche in häufiger Bewegung und Umlagerung ist, so Flußufer und Schlammstellen an austrocknenden Tümpeln, die einen großen Teil des Jahres überschwemmt sind, und häufig abgetragen oder mit neuen Schichten bedeckt werden. Hier sind nur während des Winters die Bedingungen gegeben, welche ein ungestörtes Wachstum von Moosen ermöglichen. Im Sommer dörrt der Boden steinhart aus, im Frühjahr wird er überschwemmt. Die Entwicklung der hier wohnenden Moose drängt sich also auf Herbst und Winter zusammen. Hierher gehören Physcomitrum, Physcomitrella, Pottia, Ephemerum, Lorentziella, Eccremidium, Nanomitrium, Micropoma, Aschisma, Trachycarpidium, Phasconica, usw. Ähnliche Bedingungen herrschen auf Ackerboden, der nur während des Winters einigermaßen sich in Ruhe befindet, im Herbst und Frühjahr aber umgepflügt wird und dann sehr rasch austrocknet, im Sommer aber so dicht mit Kulturpflanzen bedeckt ist, daß die Kleinwelt der Moose vollkommen unterdrückt wird. Auch hier stellt sich vorwiegend eine Mooswelt kurzlebiger kleistokarper oder peristomloser Formen ein, die ihre Hauptentwicklung in den Wintermonaten durchmachen: Pottia, Pyramidula, Ephemerum, Phascum, Milde-

ella, Aphanorregma, Acaulon, Astomum, Hymenostomum, Riccia (kleistokarpes Lebermoos). Schließlich kommen noch die Orte mit rascher Austrocknung der Oberfläche hier in Betracht, wie Wegabstiche, öde Plätze usw., die ebenfalls mit Vorliebe Ackermoose von kurzer Lebensdauer und rascher Sporenentwicklung tragen.

Sehr auffallend ist in dieser Beziehung die ephemere Moosflora der Mittelmeermacchien, die überaus artenreich ist, sich aber vorwiegend aus kurzlebigen Formen zusammensetzt. Diese bilden während des regenreichen Winters eine dichte Decke: namentlich zahlreiche Riccien, Tesselina, Pottien, Phascum, Acaulon, Archidium, Astomum, Ephemerum und Entosthodonarten überziehen mit ebenso rasch vergänglichen Fossombronien den Boden in dichten Decken. Mit der Austrocknung des Bodens im Frühjahr verwittern sie und verschwinden spurlos. Die Kapselentwicklung fällt vollkommen in den Winter.

Diese erste Gruppe der ephemeren Moose, die sich durchwegs aus Formen mit stärkster, bis zur Kleistokarpie gesteigerter Reduktion des Peristoms zusammensetzen, steht, was den Standortscharakter und die morphologische Ausbildung der Arten betrifft, in starkem Gegensatz zu einem zweiten Kreis von Moosen, die ebenfalls im Zusammenhang mit ungünstigen äußeren Bedingungen oft weitgehende Reduktionen des Peristoms erfahren haben. Es sind die Moose des Hochgebirges und der Arktis.

Hier gibt es wieder einmal eine gewisse Anzahl von Kleistokarpen, so Voitia nivalis in den Alpen und der Arktis; Pleuridium, Tristichium Lorentzii, Conostomum cleistocarpum in den Anden, ferner zahlreiche peristomlose Gattungen: Tristichium, Astomiopsis, Stylostegium, Amphidium, Anoectangium, Molendoa, Pleuroweisia, Hymenostylium, und peristomlose Arten aus dem Kreise normal peristomführender Gattungen; Bartramia subulata, B. breviseta und mehrere andere Arten der Gattung, Schistidium anodon, Encalypta alpina und leiostoma, Streblotrichum bicolor, Tortula leiostoma, limbata und polyseta, Pottia Güssfeldtii, Psilopilum gymnostomulum, und mit mehr oder weniger reduziertem Peristom: Cladodium und Ptychostomum, hauptsächlich in Hochgebirgen und arktisch, Mielichhoferia, Haplodontium usw.

Wenn diese Tatsachen auch nicht einer streng zahlenmäßigen Behandlung zugänglich sind, so ergibt sich doch schon aus den obigen Zusammenstellungen die Abhängigkeit der Sporogon- und besonders

Peristomausbildung von der Gesamtheit der Lebensbedingungen in dem Sinne, daß Moose mit stark eingeengter Vegetationszeit oder häufigen Unterbrechungen des Wachstums einfachere Formen auf abgekürztem Weg hervorbringen als ungestört unter günstigen Bedingungen sich entwickelnde Sporophyten. Ferner zeigen die Strukturen des Peristoms Beziehungen zur Sporengröße, die nur dann verständlich sind, wenn dasselbe in erster Linie als siebartiger Mündungsverschluß und nicht als Aussaatvorrichtung betrachtet wird. Wenn man das inaktive Haarperistom der Barbulakapsel mit dem aktiven, ballistisch tätigen Doppelperistom der Hypnaceen vergleicht, so läßt sich für die letzteren trotz so viel vollkommenerer Einrichtungen keine größere Leistungsfähigkeit nachweisen. Die Moose vom Barbulatypus mit geradezu erschwerter Sporenaussaat und die Polytrichaceen, bei denen die Entleerung der Sporen nur durch Erschütterung der Seta oder Ausblasen durch den Wind zustande kommt, sind mindestens so expansionskräftig, wie die Arten mit vollkommenem und aktivem Peristom. Die unter sich übereinstimmend wirkenden Peristomtypen sind auch nicht auf bestimmte biologische Gruppen verteilt, sondern erweisen sich als systematisch feststehende Organisationsmerkmale. Abänderungen eines Typus sind allerdings häufig in Beziehung zu bringen, einmal mit äußeren Bedingungen, so die Reduktion der Peristome bei Hochgebirgsformen und die Kleistokarpie mit kurzer Vegetationszeit oder Lebensdauer; oft auch scheinen sie in Korrelation zu stehen mit gleichzeitigen Veränderungen in anderen Kapselteilen, so z. B. die Rückbildung des Zahnapparates mit Verengerung der Kapselmündung (hier wären rein räumliche Ursachen anzunehmen), mit der Größe der Sporen und mit der Lage der Kapselöffnung, so daß z. B. peristomlose Mündungen nur bei aufrechter Stellung der Kapsel vorkommen.

Wenn man namentlich in Betracht zieht, wie wenig die Verbreitungsfähigkeit einer Art von der Vollkommenheit ihres Peristomapparates abhängt, indem zahlreiche weitverbreitete Formen (Barbula, Schistidium, Hedwigia, Hedwigidium, Orthotrichum usw.) gerade in dieser Beziehung sehr vernachlässigt erscheinen, so bestätigt dies nur unsere Auffassung des Peristoms als eines reinen Öffnungsmechanismus. Alle die scheinbar zweckmäßig konstruierten Apparate erweisen sich lediglich als Teile einer aus mehreren Schichten bestehenden Hülle, deren einzelne Lagen abwechselnd in verschiedenen Richtungen des Raumes aufspringen. Die äußerste Hülle wirft ihren oberen Teil durch ringförmige Spaltbildung ab. Die darauffolgende einfache oder doppelte Hülle bildet Längsrisse in mehr oder weniger

großer Zahl (4—64), zwischen denen verdickte Teile (Peristomzähne) stehen bleiben und hykroskopische Bewegungen ausführen. Die Bedeutung dieser Bewegungen ist zunächst nur diejenige des Schließens und Öffnens der Mündung, also auch nur Eigenschaften eines Verschluß- bzw. Öffnungsapparates. Die sekundär daneben auftretenden ballistischen Leistungen sind verhältnismäßig bedeutungslos, können allerdings zur Aussaat der Sporen beitragen, sind aber für die Aussaat nicht unbedingt nötig, wie die weite Verbreitung peristomloser Formen beweist. Bei den Laubmoosen verteilt sich also der Vorgang der Kapselöffnung und Sporenentleerung gegenüber den Lebermoosen nur über eine längere Zeit und kann durch oszillatorische Bewegungen der inneren Hüllklappen (Peristomzähne) reguliert werden.

Die obigen Ausführungen beweisen aber auch, daß es sehr viel schwieriger ist, die kausalen Zusammenhänge, welche für die Ausbildung der Peristome in Betracht kommen, aufzudecken, als über die Zweckmäßigkeit der vorhandenen Apparate zu sprechen. Nichtsdestoweniger scheint es wichtiger, ein Verständnis für jene zu gewinnen, da die Betrachtung der letzteren eben nur das tadellose Funktionieren der fertigen Einrichtungen feststellt, ohne aber etwas über ihre Entstehung auszusagen, also vollständig übersieht, daß die Besonderheiten und Steigerungen der verschieden hoch organisierten Formen, die doch funktionell gleichwertig sind, nicht durch Auslese des Besseren zustande gekommen sein können.

Zur Kenntnis der Organstellung und der Zahlenverhältnisse in der Gattung Calamostachys Schimper.

Von **Max Hirmer.**

Mit 22 Abbildungen im Text und Tafel II—IV.

Bei Durchsicht der Literatur, sowohl der Einzeldarstellungen wie der zusammenfassenden Abhandlungen und Lehrbücher, ergibt sich, daß unsere Kenntnisse über die Stellungsverhältnisse und zahlenmäßigen Beziehungen der Organe bei den verschiedenen Blütenformen der Calamiten zum guten Teil noch recht mangelhafte sind. Da dem Verfasser geeignetes Material von strukturbietenden Calamostachys-Blüten deutscher und englischer Fundorte zur Verfügung steht, soll im folgenden die Frage nach den räumlichen und zahlenmäßigen Beziehungen der Organe bei den Calamostachys-Blüten behandelt werden.

Es sei zunächst eingegangen auf die Darstellung der Organstellung bei

Calamostachys Binneyana Carr.

Was durch die Untersuchungen von Carruthers 1867, Binney 1868, Williamson 1874, 1880 und 1881 und Williamson und Scott 1895 bekannt gemacht worden ist und feststeht, ist die Tatsache, daß die Blüten von Calamostachys Binneyana ausgezeichnet sind durch einen steten Wechsel von in gleichen Vertikalabständen voneinander entfernt stehenden Quirlen einmal steriler und einmal fertiler Organe — Brakteen und Sporangiophore, wie sie die Literatur nennt.

Binney (S. 25) hat bereits hervorgehoben, daß die im rechten Winkel von der Blütenachse abgehenden Sporangiophore so angeordnet sind, daß sie zu sechs bis acht in einem Wirtel vereinigt sind, daß diese Zahlen innerhalb der Wirtel einer einzelnen Blüte schwanken können, und daß die Sporangiophore in den verschiedenen aufeinanderfolgenden Wirteln einander opponiert sind („one opposite the other"), und gleiches geht aus den Angaben bei Williamson und Scott 1895 hervor. Auch hat bereits Williamson (1873, 1880 u. 1881) die Alter-

nanz der Glieder der aufeinanderfolgenden Brakteenwirtel nachgewiesen und gezeigt, daß die Zahl der Glieder in den fertilen Quirlen im wesentlichen nur gerade halb so groß ist als die in den sterilen.

Später haben dann Seward 1898 und Scott 1900 bzw. 1920 die obengenannten Untersuchungsergebnisse richtig miteinander in Bezug gebracht und aufgeführt.

Dagegen sind ungeklärt geblieben die genaueren Zahlenverhältnisse und die genaueren räumlichen Beziehungen der Brakteen zu den Sporangiophoren untereinander. So heißt es bei Scott 1920 S. 47:

„There are commonly six sporangiophores and about a dozen bracts in their respective verticils, though in other cases with eight sporangiophores the number of bracts may be thirteen or fourteen."

Noch drastischer kommt die herrschende Unklarheit über die räumlichen und zahlenmäßigen Beziehungen der Sporangiophoren und Brakteen zum Ausdruck in der Originalarbeit von Williamson und Scott 1895, wenn es da heißt:

„The sporangiophores in each verticil are usually about half as numerous as the bracts of a sterile whorl. We have found 6, 7 and 8 in different whorls, and the number seems to have varied even in the same specimen. Six seems to be the most frequent number. It is evident that the sporangiophores cannot always have been exactly half as numerous as the bracts, for the number of the latter may be uneven, nor have we seen any sterile whorl with as many as 16 bracts."

Eine ähnliche unklare Vorstellung über die Organbeziehungen findet sich auch noch bei Bower 1907, der S. 374/75 in betreff Calamostachys Binneyana sagt:

„The sterile whorls are commonly composed of 12 coherent leaves, but 13 have been counted; the sporangiophores are usually 6, that is, half the usual number of the leaves of the steril whorls; but seven and eight have been seen in a single whorl of them. Hence is clear that the sporangiophores bear no strict numeral relation to the sterile bracts", und weiter heißt es dann unter Anführung eines Zitates aus Scott 1895: „The position of the bracts in successive whorls of them alternates. The successive whorls of sporangiophores of the other hand, do not alternate but are placed one above the other in vertical rows. Hence it is evident that their position can bear no constant relation to that of the bracts»."

Daß nun dennoch eine vollständige Regelmäßigkeit in den Beziehungen zwischen den Sporangiophoren und Brakteen, die auch zahlenmäßig fixiert ist, besteht, werden die folgenden Untersuchungen zu zeigen haben. Auf sie sei hiermit näher eingegangen.

Den Untersuchungen liegen zugrunde die von James Lomax gelieferten Dünnschliffpräparate folgender Sammlungen:

Botanisches Institut München: Schliffe Nr. 84, 85, 87, 88, 90 und 91. (Loc.: Dulesgate.)

Paläontologische Staatssammlung München: Schliffe Nr. 33, 35 und 36. (Loc.: Halifax Hard Bed.)

Geologische Landesanstalt Berlin: Schliffe Nr. 90, 90 A und 91. (Loc.: Halifax Hard Bed.)

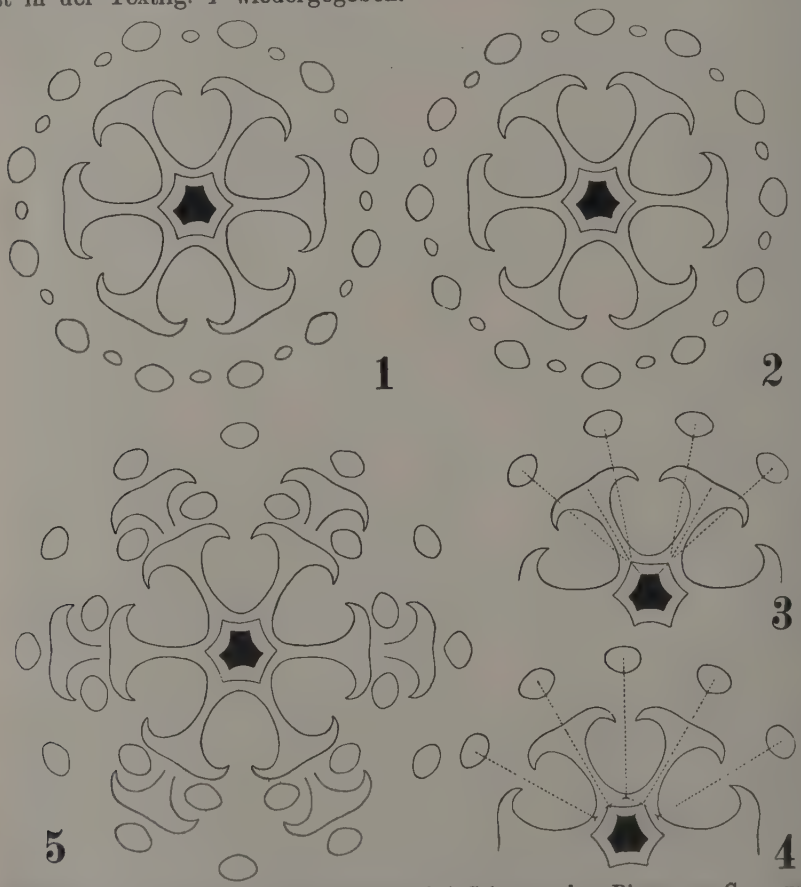
Auf Grund des zur Verfügung stehenden Materials hat sich feststellen lassen, daß die Zahl der Organe in den einzelnen der auf den Dünnschliffen getroffenen Quirle eine verschiedene ist, und zwar bewegt sich die Zahl der Glieder der Sporangiophorquirle zwischen sechs und acht. Die Zahl der Glieder der zugehörigen Braktealquirle ist in der Regel die doppelte der der Glieder der Sporangiophorquirle. Das zeigen deutlich die Mikrophotogramme, die auf den Taf. III und IV abgebildet sind. Auf ihre Besprechung soll gleich näher eingegangen werden.

Ferner hat sich — was bisher in der Literatur nicht zum Ausdruck gebracht worden ist und womit nunmehr die durch die bisherigen Forschungen offen gelassene empfindliche Lücke ausgefüllt ist — folgendes im Hinblick auf die räumlichen und numerischen Beziehungen von Brakteen und Sporangiophoren ergeben: Da die Glieder der einzelnen Sporangiophorwirtel sämtlich superponiert stehen, die der aufeinanderfolgenden Braktealwirtel aber untereinander alternieren, so ist die Stellung der Brakteen zu den über ihnen liegenden Sporangiophoren in den aufeinanderfolgenden Wirteln eine alternierend verschiedene; und da in der Regel jeder Brakteenquirl gerade doppelt so viel Glieder enthält, als der über ihm liegende Sporangiophorquirl, so ist die Stellung einmal so, daß je zwei Brakteen vor die Flanken je einer Platte eines Sporangiophors zu stehen kommen, das andere Mal so, daß je eine Braktee gerade vor die Mitte der Platte eines Sporangiophors fällt und je eine vor die Lücke zwischen zwei nebeneinander liegenden Sporangiophoren. Das ist in dem theoretischen Diagramm der Textfig. 5 zum Ausdruck gebracht.

Theoretisch ist, wie bemerkt, die Zahl der Glieder eines Braktealwirtels stets doppelt so groß als die der Glieder des jeweils gerade darüberliegenden Sporangiophorquirls, so daß also einem sechsgliedrigen Sporangiophorquirl 12, einem siebengliedrigen 14 und einem achtgliedrigen 16 Brakteen entsprechen. In Wirklichkeit scheinen an einzelnen Sektoren Störungen in der Ausbildung der Glieder und damit Störungen in den theoretisch zu erwartenden Zahlenverhältnissen häufig zu sein.

Der Beweis für die Richtigkeit des Diagramms der Textfig. 5 ergibt sich aus Folgendem. Photogramm Taf. III Fig. 3 (und die schematische Umrißzeichnung davon in der Textfig. 6) gibt einen sechsgliedrigen

Sporangiophorquirl wieder. Die Stellung der Glieder des zugehörigen Braktealquirls, der darunterliegend zu denken ist, und dessen einzelne Blätter in ihren aufwärts gebogenen, freien Teilen quer getroffen sind, ist so, daß je zwei Braktealblättchen links und rechts vor eine Sporangiophorplatte zu stehen kommen. Die mit diesen 12 Brakteen alternierenden Glieder des nächstunteren Brakteenquirls — an ihrer geringeren Größe gegenüber den anderen leicht erkennbar — sind auf dem Schliff gleichfalls sichtbar. Die schematische Rekonstruktion des Schliffbildes ist in der Textfig. 1 wiedergegeben.

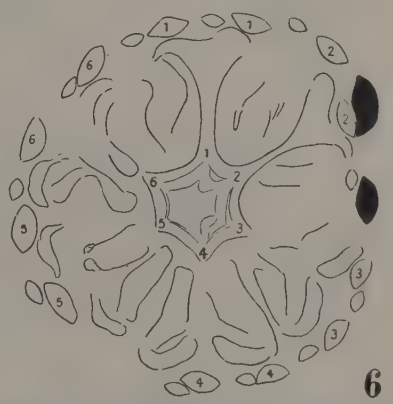


Textfig. 1—5. Schema der Organstellung bei Calamostachys Binneyana Carr. und Calamostachys Ludwigi Carr. Für die Schemen sind sechsgliedrige Sporangiophorquirle bzw. zwölfgliedrige Brakteenquirle angenommen. — Fig. 1 und 2. Empirische Diagramme der zwei in der Ähre alternierend aufeinanderfolgenden Organstellungen. — Fig. 3 und 4. Leitbündelverlauf bei diesen Organstellungen. — Fig. 5. Theoretisches Diagramm der Organstellung bei den beiden obengenannten Calamostachys-Arten. Brakteen im Querschnitt; bei den Sporangiophoren sind die Sporangien nicht mit eingezeichnet.

Mit diesem Schliff und der hier gegebenen Erläuterung steht in Einklang unter anderem die Fig. 36 der Taf. 6 bei Williamson 1874. Die Stellung je zweier Braktealquirlglieder links und rechts vor der Platte eines Sporangiophors ist dort ebenfalls deutlich ersichtlich.

Die andere Art der Stellung der Glieder eines Braktealquirls zu den Gliedern des nächsthöher stehenden Sporangiophorquirls: die, daß von der einen Hälfte der im Quirl vorhandenen Brakteen je eine Braktee gerade vor die Mitte der Platte eines Sporangiophors fällt, während von der anderen Hälfte der Brakteen im Quirl je eine Braktee gerade in die Mitte vor die Lücke zwischen je zwei Sporangiophoren zu stehen kommt (vgl. die schematische Rekonstruktion der Textfig. 2) ergibt sich einwandfrei aus den Taf. III Fig. 4 und Taf. IV Fig. 5 wiedergegebenen Dünnschliff-Mikrophotogrammen.

Es sei zunächst auf den Dünnschliff der Taf. IV Fig. 5 eingegangen, von dem zu leichterem Verständnis der Dinge die Textfig. 7 eine genaue Umrißskizze wiedergibt, auf die sich der Einfachheit halber die folgende Darstellung bezieht.



6

Textfig. 6. Schematische Umrißzeichnung der Stellungsverhältnisse des Querschliffs der Fig. 3 der Taf. III. Sporangiophore und die jeweils zugehörigen Brakteen sind mit jeweils gleichen Zahlen bezeichnet. Schwarz: die Brakteen einer benachbart liegenden Blütenähre.

Es handelt sich um einen achtgliedrigen Sporangiophorquirl. Die jeweils zu einem Sporangiophor gehörigen Sporangien, von denen stets nur zwei durch den Schliff getroffen sind, sind mit gleichen Zahlen bezeichnet. Die dazu gehörigen Sporangiophorstiele zwischen ihnen sind lediglich an der Basis getroffen. Über den Sporangien sind meist noch Teile der sie tragenden Sporangiophorplatte getroffen, meist als zwei unzusammenhängende Teile, nur bei 4/4 als ein zusammenhängendes Stück erkennbar. Außerhalb liegen die im Schliff quer getroffenen Brakteen der zwei nächst darunterliegenden alternierenden Brakteenquirle. Die im Querschliff größeren Brakteen gehören dem Quirl an, der unmittelbar unter dem im Schliff getroffenen Sporangiophoren liegt. Auf ihre Lage sei zunächst genauer eingegangen. Ganz eindeutig sind die Beziehungen der zugehörigen Brakteen zu den drei Sporangiophoren, deren Sporangien mit 1/1, 2/2 und 3/3 bezeichnet sind. Jeweils

eine Braktee liegt gerade über dem Stielansatz der einzelnen Sporangiophore (in der Textfig. 7 die mit Kreuzschraffur versehenen Brakteen). Zwischen diesen jeweils gerade vor der Mitte des Interstitiums zwischen zwei Sporangiophoren liegt jeweils je eine weitere Braktee (in der Textfig. 7 mit einfacher Schraffur versehen). Zwischen diesen Brakteen, mit ihnen in Alternation, liegen die im Querschliff wesentlich kleineren Brakteen des nächstunteren Brakteenquirls (in der Figur getüpfelt). Ebenso sind die Verhältnisse bei den Sporangiophoren, deren Sporangien die Zahlen 5/5, 6/6 und 7/7 tragen. Auch hier liegen die zugehörigen Brakteen zur Hälfte gerade vor der Sporangiophormitte und zur Hälfte wieder vor dem Interstitium zwischen ihnen.

Textfig. 7. Schematische Umrißzeichnung der Stellungsverhältnisse des Querschliffs der Fig. 5 der Taf. IV.

Anders dagegen sind die Stellungsverhältnisse vor den Sporangiophoren 4/4 und 8/8. Das dürfte, wenigstens an der Stelle der Braktee vor Sporangiophor 8/8, sicher mit der Pressung und Verschiebung zusammenhängen, die die hier getroffene Calamostachys-Ähre durch eine noch links von ihr liegende Blütenähre erfahren hat, und möglich ist auch, daß Pressung auch an der im Bild rechts liegenden Seite durch eine weitere dort weiter rechts gelegene Blüte stattgefunden hat. Von diesen beiden Blüten rechts und links sind einige Brakteen, soweit sie ganz nahe liegen, in der Textfig. 7 wiedergegeben; es sind die ganz schwarz gehaltenen Brakteen[1]). Es ist sehr wahrscheinlich, daß die ganz unschraffierte Braktee

1) Daß diese Brakteen tatsächlich zur Nachbarblüte und nicht zu der hier abgebildeten Blüte gehören, ergibt einwandfrei eine genauere anatomische Untersuchung. Im Querschnitt gleichen die Brakteen einer bikonvexen Linse, wobei die der Achse zugekehrte Seite wesentlich stärker konvex ist als die abaxiale. Nahe der adaxialen Partie (d. h. der Blattoberseite) sind die Zellen deutlich englumiger. Was außerdem besonders auffällig ist, ist, daß die Epidermiszellen der abaxialen Seite (infolge Verkohlung?) sehr auffällig schwarz und gegenüber dem sonst wohl erhaltenen Gewebe deformiert erscheinen. Besonders diese beiden Umstände lassen die Frage der Zugehörigkeit der Brakteen zu der hier behandelten Blüte bzw. zu den Nachbarblüten links und rechts sehr leicht und einwandfrei entscheiden.

vor dem oberen der mit 8/8 bezeichneten Sporangien nur etwas von der Mitte vor dem Interstitium, wovor es liegen sollte, abgedrängt worden ist. Zwischen diese Braktee und der nächsten im Bild sichtbaren einfach schraffierten (vor dem Interstitium zwischen den Sporangiophoren 1/1 und 8/8 liegenden) Braktee hätte dann noch eine Braktee zu liegen, die die Stelle gerade vor der Mitte von Sporangiophor 8/8 einnähme. Es ist sehr wohl möglich, daß bei der Pressung diese Braktee so weit abgedrängt worden ist, daß sie auf dem Schliff nicht mehr sichtbar ist, vielleicht aber daß sie auch abgebrochen ist, wie ja auch einige der zugehörigen Brakteen des nächstunteren alternierenden Quirls an dieser Stelle fehlen.

Jedenfalls spricht die Unregelmäßigkeit hier nicht schwerwiegend gegen die Interpretation der Stellungsverhältnisse, wie sie oben an Hand der Brakteenstellung vor den Sporangiophoren 1/1 bis 3/3 und 5/5 bis 7/7 gegeben wurde.

Dagegen ist die Stellung der Brakteen vor Sporangiophor 4/4 eine von der sonst in dem Querschliff vorgefundenen abweichende. Es macht den Eindruck, als stünden die beiden (nicht schraffierten) Brakteen derart vor dem Sporangiophor 4/4, daß sie beide links und rechts vor die Platte des Sporangiophors zu stehen kommen, eine Stellung also, die die gleiche wäre, wie sie an der Hand des Dünnschliffes der Taf. III Fig. 3 (gleich Textfig. 6) und des bei Williamson 1874, Taf. 6, Fig. 36 abgebildeten gezeigt wurde.

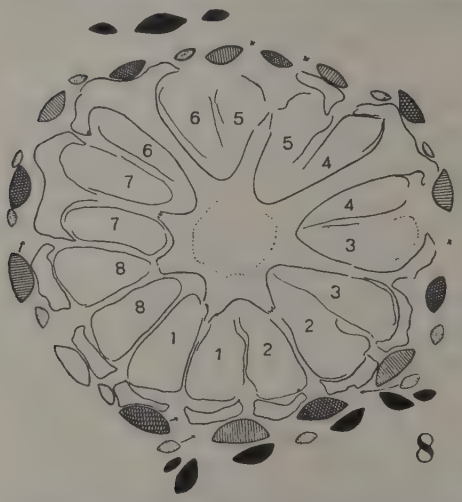
Die hier beschriebenen Unregelmäßigkeiten berechtigen indes in keiner Weise zu einer Umdeutung der Stellungsverhältnisse, wie sie für die Brakteen vor den Sporangiophoren 1/1 bis 3/3 und 5/5 bis 7/7 des Schliffes der Fig. 7 vorgetragen wurden. Unregelmäßigkeiten in der Organstellung scheinen bei den Calamiten überhaupt an der Tagesordnung zu sein. Es sei nur hingewiesen auf das gar nicht seltene Vorkommen, daß die Leitbündel der aufeinanderfolgenden Internodien von vegetativen Sprossen gelegentlich nicht alternieren, wie es an Markkernen solcher Sprosse sehr häufig beobachtet werden kann (vgl. hierzu besonders Jongmans und Kukuk 1913, z. B. bei Calamites undulatus Sternbg. l. c., Taf. 2, Fig. 1, Taf. 4, Fig. 1 usw.).

Übrigens sind derartige Störungen auch bei rezenten Equiseten, sowohl in der vegetativen als besonders in der reproduktiven Sphäre, gar nicht selten.

Es ist nicht zweifelhaft, daß auf Stellungsanomalien, wie sie eben zum Teil für den Dünnschliff des Photogramms der Taf. IV Fig. 5 angeführt wurden, eben die Unregelmäßigkeiten der Zahlenverhältnisse

zwischen Brakteeen und Sporangiophoren, die bei Williamson, Scott u. a., wie oben angeführt, festgestellt sind, zurückgehen.

Die für Schliff Taf. IV, Fig. 5 im wesentlichen charakteristische Stellung der Brakteen teils vor der Mitte der zugehörigen Sporangiophore, teils vor dem Interstitium zwischen je zwei Sporangiophoren findet sich auch wieder bei dem Quirl des auf Taf. III, Fig. 4 wiedergegebenen Dünnschliffes, von dem die Textfig. 8 zwecks leichteren Verständnisses wieder eine genau durchgeführte Umrißskizze wiedergibt.



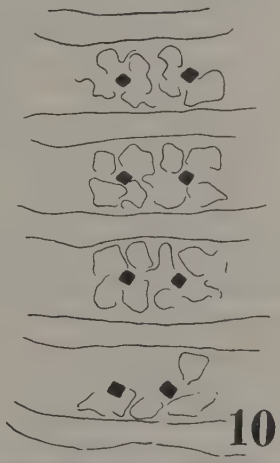
Textfig. 8. Schematische Umrißzeichnung der Stellungsverhältnisse des Querschliffs der Fig. 4 der Taf. III.

In der Skizze sind wieder die Teile zweier nahgelegener Nachbarblüten, soweit sie noch mit ins Gesichtsfeld fallen, mit eingezeichnet (und ganz schwarz gehalten). Eine Störung der Quirlglieder durch die Nachbarblüten ist hier nicht vorhanden. Die Lage der Brakteen zu den Sporangiophoren ist eine durchaus klare und eindeutige. Vor Sporangiophor 1/1—7/7 (es sind wieder wie in der Texfig. 7 die zugehörigen Sporangien mit 1/1—8/8 bezeichnet) ist die Lage der Brakteen wieder so, daß jeweils eine Braktee gerade vor die Sporangiophormitte, jeweils eine gerade vor den Zwischenraum zwischen zwei Sporangiophore fällt (also wie in dem theoretischen Diagramm der Textfig. 2). Eine Störung ist lediglich vor Sporangiophor 8/8 vorhanden, wo eine Braktee fehlt. Dies dürfte auf ähnliche Unregelmäßigkeiten in der Organbildung zurückzuführen sein wie die anormale Brakteenstellung und-zahl vor Sporangiophor 4/4 in dem Wirtel des eben besprochenen Dünnschliffs der Taf. IV, Fig. 5 bzw. Texfig. 7. Sonst ist noch für einige Stellen das Fehlen der Brakteen des nächstunteren Brakteenwirtels zu verzeichnen (an den in der Texfig. 8 mit x versehenen Stellen).

Die gleiche Lagebeziehung zwischen Sporangiophoren und Brakteen, wie in den beiden hier geschilderten Fällen, zeigt der Dünnschliff, den Williamson und Scott 1895 auf Taf. 73, Fig. 13 abbilden, ohne indes im Text genauer auf die Organstellung einzugehen. Die Textfig. 9

unserer Abhandlung gibt davon eine schematisch gehaltene Umrißzeichnung [1]) wieder. Die Anordnung der Brakteen im Verhältnis zu den zugehörigen Sporangiophoren ist hier eine ganz regelmäßige und ungestörte. Jeweils vor der Mitte jeder Sporangiophorplatte und ebenso jeweils vor der Mitte jedes Interstitiums zwischen je zwei Sporangiophoren stehen die Brakteen. Auch die Brakteen des nächstunteren Braktealquirls sind im allgemeinen in regelmäßiger Alternanz zu sehen, nur an den beiden mit x versehenen Stellen fehlen sie. Organstellung

9



10

Textfig. 9. Schematische Umrißzeichnung der Stellungsverhältnisse des bei Williamson und Scott 1894, Taf. 73, Fig. 13 abgebildeten Querschliffs.

Textfig. 10. Desgl. des bei Williamson und Scott 1894, Taf. 73, Fig. 11 abgebildeten Längsschliffs.

und Zahlenverhältnisse sind — bei 6 Sporangiophoren und 12 Brakteen — somit ganz genau die gleichen wie in dem theoretischen Diagramm der Texfig. 2.

Damit ist bewiesen, daß tatsächlich beide Stellungsverhältnisse der Brakteen zu den Sporangiophoren bestehen. Daß sie stets in ein und derselben Blüte übereinander alternierend vorkommen müssen, ergibt dann einerseits die Tatsache der Alternanz der Brakteen unter sich, andererseits die Tatsache der Superposition der Sporangiophorwirtel in der Blüte.

---

1) Die Zeichnung ist auf Grund einer Lupenvergrößerung nach dem bei Williamson und Scott l. c. wiedergegebenen Photogramm mit möglichster Genauigkeit hergestellt.

Die stete Alternanz der Brakteen der aufeinanderfolgenden Wirtel geht einwandfrei hervor aus den Dünnschliffen der Fig. 3—5 der Taf. III und IV und der Texfig. 6—8 und aus vielen Abbildungen der bisher veröffentlichten Literatur, von denen folgende angeführt sein mögen: Williamson 1873, Taf. 6, Fig. 33—36, Williamson 1880, Taf. 15, Fig. 14, Williamson 1881, Taf. 54, Fig. 24 (hier an der Hand eines Tangentialschliffes besonders schön zu sehen), Williamson und Scott 1895, Taf. 73, Fig. 12 und 13 (die letztere gleich Textfig. 9 dieser Abhandlung).

Die Superposition der Sporangiophore in den aufeinanderfolgenden Quirlen ist deutlich ersichtbar aus den Abbildungen bei Binney 1868, Taf. 5, Fig. 1[1]) und 2 und Williamson und Scott 1895, Taf. 73, Fig. 11, von welch letzterer die Textfig. 10 dieser Abhandlung eine schematische Umrißzeichnung wiedergibt.

Mit den hier vorgetragenen Argumenten, die durch die gegebenen Abbildungen dieser Abhandlung und die Text- und Figurenzitate aus den Abhandlungen der früheren Autoren einwandfrei belegt sind, ist die Richtigkeit des theoretischen Diagramms der Texfig. 5 für Calamostachys Binneyana erwiesen.

Mit einigen Worten ist noch auf die Anatomie der Blüten von Calamostachys einzugehen.

Fest steht für den Strangverlauf in der Achse Folgendes. Die Zahl der Sporangiophore in einem Quirl steht in einem bestimmten Verhältnis zur Zahl der durch denselben Quirl gehenden Leitbündelstränge[2]), und zwar ist die Zahl der Leitbündelstränge gerade halb so groß als die der Sporangiophore im Quirl. Da die Sporangiophoren stets superponiert angeordnet sind, ist der Strangverlauf in der

---

1) Es mag darauf hingewiesen sein, daß sich im Text bei Binney l. c. S. 25 eine kleine Unrichtigkeit findet, insofern Binney bei dem Tangentialschliff der Taf. 5 Fig. 1 seiner Abhandlung die sichtbaren Sporangienreste des 6. Sporangiophorquirls (von oben gezählt) als zu einem Sporangiophor gehörig ansieht, während es sich bei den vier sichtbaren Sporangien um je zwei rechts und je zwei links zweier nebeneinanderliegender Sporangiophore handelt. Das ergibt sich einwandfrei aus der in der Figur gegebenen Darstellung des quer getroffenen Sporangienstiels rechts von den beiden im Bilde rechts gelegenen Sporangien. Die Sache ist deswegen von Wichtigkeit, weil erst durch diese Richtigstellung die durchgehende Superposition der Sporangiophore in allen getroffenen Quirlen klargestellt ist.

2) Daß es sich bei den einzelnen Bündeln tatsächlich um jeweils einen Bündelstrang handelt, und nicht, wie manche Autoren annehmen, um je zwei eng aneinanderliegende, ist in neuerer Zeit von Hickling 1910 (S. 8 ff.) dargetan worden, und Verf. möchte ihm auf Grund der Schliffe der Mikrophotogramme 1, 1a und 2 und anderer von ihm durchgesehener beipflichten.

Achse der Blüten von Calamostachys Binneyana ein gerader und nicht alternierend, wie das in der vegetativen Achse der Calamiten der Fall ist.

Es zeigt somit die Achse bei einem Quirl von sechs Sporangiophoren drei Leitbündelstränge im Querschnitt (vgl. Taf. III Fig. 3, ferner Williamson 1880, Taf. 15 Fig. 15, Williamson und Scott 1894, Taf. 73 Fig. 13), bei einem Quirl von acht Sporangiophoren weist die Achse vier Leitbündelstränge im Querschnitt auf (Taf. II Fig. 1, 1a u. 2). Analoges zeigen Querschnitte durch Braktealquirle, wo drei Leitbündel der Achse mit 12gliedrigen Braktealquirlen korrespondieren (Williamson 1880, Taf. 15 Fig. 14) usw. Da nun, wie bereits seit langem bekannt ist, die Zahl der Glieder in den verschiedenen Sporangiophorwirteln ein und derselben Blüte wechselt, und zwar meist derart, daß gegen die Basis der Blütenähre zu achtzählige, gegen die Spitze zu sechszählige Sporangiophorquirle stehen, so sind Fälle mit sieben Sporangiophoren in einem Quirl und einer beträchtlichen Verbreiterung eines der drei Leitbündelstränge (wie das z. B. bei Williamson, 1874, Taf. 6 Fig. 36 abgebildet und beschrieben ist) wohl für die Übergangsregion[1]) zwischen sechs- und achtzähligen Sporangiophorquirlen charakteristisch.

Die Bündelinnervierung der Sporangiophore ist so, daß von jedem Achsenbündel zwei Stränge ausgehen, die je ein Sporangiophor versorgen.

Es ergibt sich die Frage, wie die Innervierung der Brakteen vor sich geht. Hier müssen konform mit den verschiedenen Raumbeziehungen der einzelnen Braktealquirle zu den jeweils zugehörigen Sporangiophorquirlen zwei verschiedene Innervierungsmodalitäten in einer Blüte verwirklicht sein.

Inwieweit der genaue Innervierungsmodus der Brakteenquirle einmal exakt wird geprüft werden können, hängt davon ab, ob es gelingen wird, einmal ein entsprechend günstig erhaltenes Stück zu finden. An den bislang bekannten Exemplaren ist stets die Stelle, wo der Abgang der Brakteenbündel von der Achse erfolgt, durch Gewebezerstörung bei der Fossilisation mehr oder minder verloren gegangen.

Auf Grund rein theoretischer Überlegungen aber läßt sich mit absoluter Sicherheit sagen, daß die Innervierungsmodi, wie bereits bemerkt, zwei verschiedene gewesen sein müssen, je nach der räumlichen Beziehung der Brakteen zu den Sporangiophoren. Und zwar so: entweder die Brakteen liegen jeweils links und rechts vor den Sporangiophoren, wie in dem theoretischen Diagramm der Textfig. 1 (und dem Fall der Taf. III Fig. 3 = Textfig. 6), dann muß die Innervierung der Brakteen so gewesen sein, wie sie in dem theoretischen Diagramm der Textfig. 3 angedeutet ist. Von jedem Hauptleitbündel der Achse geht zunächst links und rechts je ein Arm ab, wie das auch bei der Innervierung der Sporangiophorquirle der Fall ist. Jeder dieser Arme aber teilt sich hier bei der Brakteeninnervierung nochmals in einen linken und einen rechten Ast, von denen jeder je eine der je zwei Brakteen seitlich vor einem Sporangiophor innerviert.

Ein derartiger Verlauf der Brakteenbündel ist durch das Präparat, das der Textfig. 3 bei G. Hickling 1910 zugrunde liegt, annähernd sichergestellt.

Es handelt sich um einen Schliff, der so geführt ist, daß er in der Mitte zwischen dem Knoten eines achtgliedrigen Sporangiophorquirls und dem Knoten des dazu gehörigen Brakteenquirls verläuft. Es sind deutlich die vier Karinalhöhlen

1) Es ist selbstverständlich, daß an den Stellen, wo die Organzahlen wechseln, die Superposition der Sporangiophore bzw. die Alternanz der Brakteen wenigstens an einzelnen Sektoren vorübergehend gestört sein muß.

der vier Hauptleitbündel sichtbar und über ihnen jeweils vier Einbuchtungen im Xylem, aus denen die die Brakteen innervierenden Bündel (zum größten Teil sichtbar) austreten. Daß von den vier Bündeln, die von je einem Hauptleitbündel der Blütenachse ausgehen, je zwei durch Gabelung von ursprünglich zweien entstehen, ist besonders deutlich bei der in der erwähnten Figur oben gelegenen Bündelgruppe zu erkennen. Damit ist die Frage nach dem Bündelverlauf in dem Fall, in welchem die Brakteen seitlich links und rechts vor einem Sporangiophor stehen, hinreichend klargestellt.

Die Frage nach der Bündelinnervierung bei dem anderen der beiden, in jeder Calamostachys-Blüte abwechselnd vertretenen Stellungsverhältnisse — dem, wo je eine Braktee gerade vor einem Sporangiophor, je eine gerade vor dem Zwischenraum zwischen zwei Sporangiophoren steht (vgl. dazu das theoretische Diagramm der Textfigur 2 und die Fig. 4 und 5 Taf. III und IV, sowie die Textfig. 7—9) — ist nicht exakt zu beantworten. Wahrscheinlich ist, daß die Sache so war, wie sie das theoretische Diagramm der Textfig. 4 darstellt.

Hier ist angenommen, daß von jedem Leitbündel der Achse wieder zunächst zwei Arme ausgingen, die sich dann noch in je drei Äste teilten, jeweils der mittlere dürfte die gerade vor der Sporangiophormitte stehende Braktee innerviert haben. Andererseits wird jeweils der linke Ast eines rechten und der rechte Ast eines linken von zwei nebeneinanderliegenden Hauptästen sich vereinigt haben zu einem Leitstrang, der die jeweils gerade vor dem Interstitium zwischen zwei Sporangiophoren liegende Braktee innerviert hat.

Denkbar sind auch noch andere Möglichkeiten. Doch soll, da es sich bei der stets schweren Beschädigung des strukturbietenden Materials gerade an diesen Stellen vorläufig doch nur um Hypothesen handeln kann, nicht weiter darauf eingegangen sein.

Fest steht aber jedenfalls die Tatsache, daß innerhalb einer Blüte gleiche Organe zweifellos verschiedene Leitbündelinnervierung erhalten haben müssen. Das mag diejenigen Botaniker zur Vorsicht mahnen, die bei der Bestimmung morphologischer Probleme allzu sehr rein anatomische Momente in Frage ziehen.

Calamostachys Ludwigi Carr.

Hier finden sich, was Organstellung und zahlenmäßige Beziehungen der Organe in der Ähre betrifft, vollkommen dieselben Verhältnisse wie bei Cal. Binneyana Carr. Das wird später an Hand der weiter unten vorzutragenden Untersuchungsergebnisse zu beweisen sein.

Zunächst sei noch mit einigen Worten auf die Angaben in der bisherigen Literatur eingegangen.

Was die ältere Literatur betrifft, so sind die Angaben, wiewohl an und für sich nicht unrichtig, doch zu lückenhaft, um ein vollständiges Bild der Verhältnisse rekonstruieren zu lassen. Erst die ausgezeichneten Untersuchungen von A. Rennier 1912 an vorzüglich erhaltenen, verkohlten Resten haben, soweit verkohlte Reste es ermöglichen, Klarheit geschaffen. Mit ihnen stimmen überein des Verf. Untersuchungen an strukturbietenden Resten in Spateisenstein von Hattingen an der Ruhr.

Was zunächst die Angaben von E. Weiß, dem ersten, der Organstellung und Zahlenverhältnisse etwas eingehender behandelt, betrifft, so findet sich da Folgendes.

1876 gibt er an, daß die Brakteen zu 12—16, öfter zu 15 im Wirtel stehen und daß die Sporangiophore „zu je 6 in einen Kreis gestellt" seien. Und ferner findet sich dann noch im Text (S. 40 u. 41) die im wesentlichen richtige Angabe, daß die Anzahl der Brakteen offenbar veränderlich sei. Es wird angegeben, daß bei zwei Wirteln je 15 Blättchen, bei einem 16, bei einem 12 und eine Lücke, worin nur noch ein Blättchen gestanden haben kann, und weiterhin nochmals ein Wirtel mit 16 Brakteen beobachtet wurden. Und es heißt dann, „danach ist wohl anzunehmen, daß es 16 Blättchen im Kreise waren, die aber durch Wegbleiben einzelner sich bis zu 12 (13?) reduzieren konnten. Daß die Blättchen die benachbarten Deckblattkreise alternierten, wie es Schimper für die Radnitzer, von ihm ebenfalls zu Calamostachys typica (= C. Ludwigi) gestellten Ährenabdrücke nachweist, ist sicher auch für die Hattinger Ähren richtig". Auch daß die Sporangiophore in den aufeinanderfolgenden Wirteln senkrecht übereinander stehen, wird von Weiß als für im wesentlichen sicher feststehend angegeben.

In der Abhandlung von 1884, die auf den Taf. 22—24 die Abbildungen des berühmten strukturbietenden Restes aus dem Spateisenstein von Hattingen an der Ruhr enthält, finden sich die oben wiedergegebenen Angaben von 1876, die auf Beobachtungen an dem gleichen Stück beruhen, bestätigt, und im Hinblick auf die Ährenachsenanatomie noch die Angabe, daß der Holzkörper im Querschnitt deutlich dreieckig ist (bei Schliffen, die durch einen sechsgliedrigen Sporangiophorquirl gehen).

Diese Angaben sind, wie bereits oben bemerkt, richtig, nur so fragmentarisch, daß daraus auf die genaueren zahlenmäßigeren Beziehungen der Organe und ihrer Stellung überhaupt noch kein Schluß gezogen werden kann.

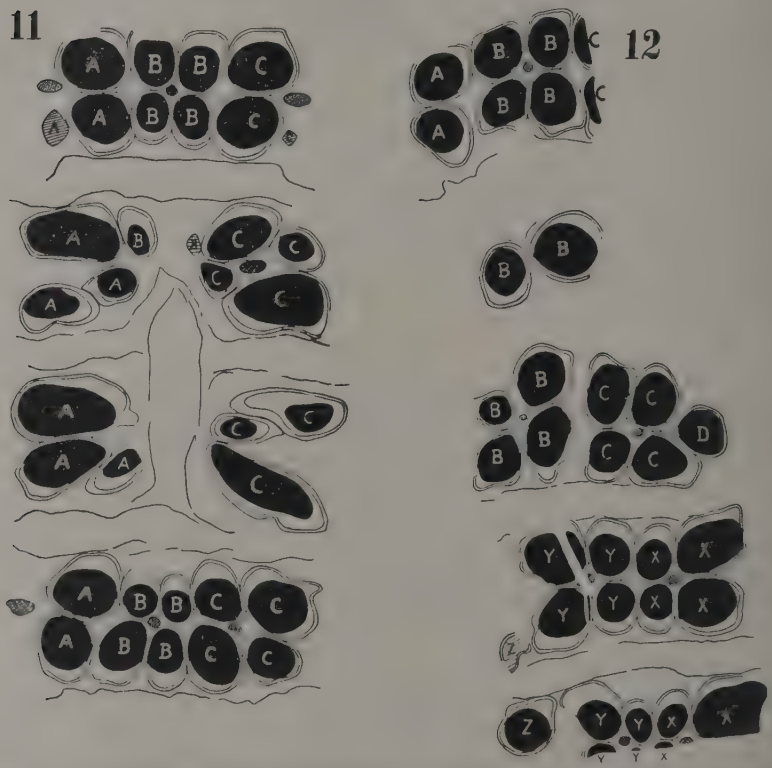
Was besonders auffällt, ist der Mangel von Angaben über die Lagebeziehungen der Sporangiophore und Brakteen zueinander. Die Angaben 1876, S. 40 u. 41, daß die Brakteen alternieren und die Sporangiophore superponiert stehen einerseits und die schwankenden Zahlenverhältnisse der Brakteen, von denen Weiß spricht, anderseits, hätten ihn nachdenklich machen müssen. Allerdings ist zu Studien dieser Art die Konservierung der Ähren in dem Hattinger Stück denkbar ungeeignet, insofern die Mehrzahl der Brakteen in Dünnschliffen unsichtbar ist.

Immerhin, das sei gleich vorweggenommen, bieten die drei Querschliffe, die Weiß zur Verfügung standen und die Verf. nachuntersuchen konnte, einige Anhaltspunkte. Wenigstens an einzelnen Stellen in den drei Schliffen sind bei den Ährenquerschliffen einige Brakteen miterhalten. So in dem Ährenquerschliff, den Weiß 1884, Taf. 23 Fig. 1 abbildet, wo — von kleinen Stellungsabweichungen abgesehen — die Stellung mit je zwei Brakteen seitlich links und rechts vor den Sporangiophoren wenigstens in der im Bild nach oben gerichteten Partie zu erkennen ist (Stellung wie im Diagramm der Textfig. 1). In Querschliffen durch Ähren der anderen Dünnschliffpräparate finden sich dann außer diesem Stellungsmodus noch Hinweise auf die zweite Stellungsart, der des Diagramms der Textfig. 2, in dem wenigstens gelegentlich bis zu fünf und sechs nebeneinanderliegende Brakteen zu

erkennen und so angeordnet sind, daß sie gerade immer über die Zwischenräume zwischen je zwei Sporangien zu stehen kommen.

Diesen Stellungsmodus hat nun offenbar allein Solms-Laubach beobachtet, wenn er 1887 S. 335 ff. für Cal. Ludwigi angibt, daß sechsgliedrige superponierte Sporangiophorwirtel und zwölfgliedrige Brakteenwirtel, wovon sechs Glieder den Sporangiophoren superponiert und sechs damit in Alternanz ständen, vorhanden seien.

Soweit die wichtigeren Angaben der älteren Literatur.



Textfig. 11. Schematische Umrißzeichnung der Stellungsverhältnisse des Querschliffs der Taf. IV Fig. 6; mittlere Ähre.

Textfig. 12. Dgl.; rechte Ähre.

A. Rennier hat dann in neuester Zeit verkohltes Material aus dem belgischen Westfalien auch im Hinblick auf die Frage der Organstellung und Zahlenverhältnisse untersucht und die Ergebnisse durch zahlreiche Aufnahmen eindeutig belegt.

Es ergibt sich nach ihm, worauf dann auch später Jongmans und Kukuk 1913 Bezug nehmen, daß die Gliederzahl in der Ähre

nahe der Basis eine größere ist als spitzenwärts, was ja auch für C. Binneyana nachgewiesen ist, und daß in den Basalpartien im Wirtel 8 Sporangiophore bzw. 16 Brakteen, höher in der Ähre hinauf im Wirtel 6 Sporangiophore bzw. 12 Brakteen zu zählen sind. Außerdem wird für die Sporangiophore Superposition, für die Brakteen Alternanz untereinander angegeben.

Völlig übereinstimmend mit den Angaben Renniers sind die Ergebnisse der Untersuchungen des Verf. an Dünnschliffen durch die strukturbietenden Ährenreste des bereits von Carruthers, Ludwig und E. Weiß bearbeiteten Stückes von Hattingen an der Ruhr.

Bereits weiter oben wurde bemerkt, daß sich aus den Querschliffen, wie wohl die Erhaltung der Ähren in dem Spateisenstein keine günstige ist, so viel herauslesen läßt, daß in den verschiedenen angeschliffenen Wirteln die beiden Stellungsverhältnisse der Brakteen zu den Sporangiophoren, die theoretisch nach den Angaben von Weiß und Rennier und im Hinblick auf die Verhältnisse bei Cal. Binneyana zu erwarten sind, nämlich die Stellungen, wie sie die theoretischen Diagramme der Textfig. 1 u. 2 darstellen, zu finden sind.

Und der Längsschliff durch drei Ähren, der Taf. IV Fig. 6 abgebildet ist und von dem für die zwei gut erhaltenen Ähren die Textfig. 11 und 12 schematische Umrißzeichnungen geben, liefert den absoluten Beweis dafür, daß Superposition der Sporangiophore in den aufeinanderfolgenden Wirteln vorhanden ist.

Sichtbar sind in dem Mikrophotogramm der Taf. IV Fig. 6 im ganzen drei Ähren im Längsschliff. Davon ist die links außen liegende zu fragmentarisch erhalten, als daß in ihre Betrachtung näher einzutreten wäre. Immerhin zeigen die drei unteren der vier angeschliffenen Sporangiophorquirle dieser Ähre annähernd Superposition der Sporangiophore.

Das ist nun ganz deutlich zu sehen an der im Bild mittelsten Ähre. In der zu leichterem Verständnis der Dinge beigegebenen schematischen Umrißzeichnung der Textfig. 11 sind die zu einem Sporangiophor gehörenden Sporangien mit gleichen Buchstaben (A bis C) versehen und ebenso die sämtlichen Sporangien der einander superponiert stehenden Sporangiophore.

Wenn auch infolge leichter Biegung der Ährenachse in der mittleren Partie nur einige Sporangiophorreste getroffen sind, so ist doch aus dem ersten, zweiten (von oben) und vierten Wirtel der mittleren Reihe und den Sporangiophoren der Reihen links und rechts durch alle vier Wirtel deutlich Superposition abzulesen. (Schwarz: die Sporensäcke in den Sporangien, kreuzschraffiert: die Sporangiophorstiele, in

lockerer Längsschraffur: die Sporangien, die nur oberflächlich angeschliffen sind). Von den Brakteen, die hier in der Schliffebene, die sich noch nahe der Achse bewegt, noch zu einer einheitlichen Platte vereint sind, sind lediglich die Umrisse der ganzen Platten zwischen den Sporangiophorquirlen mehr oder minder deutlich sichtbar.

Die Superposition der Sporangiophore geht auch deutlich aus dem Längsschliff durch die im Bild rechts befindliche, etwas nach rechts zur Seite geneigte Ähre (vgl. dazu die schematische Umrißzeichnung der Textfig. 12) hervor. Nur daß hier zwischen den Sporangiophorquirlen 1—3 einerseits und 4—5 andererseits die Superposition gestört ist, was wohl auf Verschiedenheiten in der Gliederzahl — was ja bekanntlich in jeder Ähre der Fall ist — zurückzuführen ist. Es ist aber andererseits deutlich zu sehen, daß die Glieder der ersten drei Quirle von oben (ihre Sporangien sind — soweit getroffen — jeweils mit A—D bezeichnet) genau superponiert stehen und daß gleiches der Fall ist bei den Gliedern der Quirle 4 und 5 (die Sporangien jeweils mit Z, Y und X bezeichnet).

Damit und in Verbindung mit den Angaben von E. Weiß und A. Rennier ist einwandfrei bewiesen, daß die für Cal. Binneyana erwiesenen Organstellungsverhältnisse und zahlenmäßigen Bezüge auch für Cal. Ludwigi gelten. Vgl. dazu wieder das theoretische Diagramm der Textfig. 5.

Es bedarf wohl nur eines kurzen Hinweises, daß die Dreigliedrigkeit des Holzkörpers der Ährenachse, wie sie Weiss angibt und abbildet, nur für Querschnitte bei 6gliedrigen Sporangiophorquirlen bzw. 12gliedrigen Brakteenquirlen gilt. Da, wo 8- bzw. 16gliedrige Quirle an der Ährenachse stehen, wird zweifellos genau, wie bei Cal. Binneyana, der Holzkörper im Querschnitt 4gliedrig sein.

Anhang.

Wenn auf Grund der im vorstehenden dargestellten Untersuchungsergebnisse das Problem der Zahlen- und Stellungsverhältnisse von Brakteen und Sporangiophoren für Calamostachys Binneyana Carr. und C. Ludwigi Carr. als gelöst angesehen werden kann, so sei anhangsweise im folgenden noch auf die Angaben von B. Renault über Calamostachys-Blüten eingegangen.

Die Darstellung im folgenden bezieht sich auf die drei Publikationen des französischen Forschers von 1882, 1890 und 1895/98[1]), worin er die Calamiten und

1) Text und Abbildungen dieser Abhandlung sind — wenigstens was die Calamostachys-Blüten betrifft — völlig identisch mit der Darstellung dieses Gegenstandes in dem von B. Renault bearbeiteten 2. Teile der Flore fossile des Bassin

ihre Blüten eingehend behandelt hat. Dabei ist besonders auffällig, daß Renaults Darstellung in den drei erwähnten Abhandlungen sehr widerspruchsvoll ist, ohne daß er jedoch bei den späteren Bearbeitungen auf die früher gegebenen Daten irgendwie einginge.

Diese Widersprüche sind mit ein Grund, weshalb Verf. eingehender die Angaben Renaults referieren und gegeneinander stellen möchte. So unerquicklich und für den Leser ermüdend derartige Zusammenstellungen sind, so nötig sind sie, um so mehr bei einem Material, dessen Morphologie sich der verschiedensten Deutungen[1]) und Spekulationen zu erfreuen hat, noch ehe überhaupt eine klare Kenntnis von der genaueren Organstellung und -beziehung — was doch das Primäre sein müßte — bekannt ist.

Was gleich hervorgehoben werden soll, das ist, daß Renault offenbar keineswegs ins Klare gekommen ist, wie die Beziehungen von je einem Sporangiophorquirl und dem unmittelbar unter ihm befindlichen Braktealquirl zu den über und unter ihnen befindlichen Quirlen sind.

Es sei begonnen mit der Darstellung jener Calamostachys-Blüten, deren Zugehörigkeit zu den Annularia-Zweigen bekannt ist.

Calamostachys tuberculata Sternberg. Diese Fruktifikation, die allgemein als zu Annularia stellata Schlotheim (= A. longifolia Bgt.) gehörig betrachtet wird, ist in den drei obengenannten Abhandlungen Renaults behandelt.

Im zweiten Teil der Cours de botanique fossile, wo S. 129 ff. die Art als Bruckmannia tuberculata Sternbg. aufgeführt wird, wird die Zahl der Sporangiophore als halb so groß als die der Brakteen angegeben; und weiter unten im Text heißt es dann noch, daß die Sporangiophore im Wirtel zu 16 ständen (so daß ebenso viele Sporangiophore als Lakunen der Leitbündel vorhanden seien), und die Brakteenzahl wird auf 32 angegeben[2]). Abgesehen von der Bemerkung, daß die beiden Organkategorien in aufeinanderfolgenden alternierenden Wirteln stehen, findet sich keine Angabe über Organstellung. Auch ist aus den wenig genau gehaltenen Figuren der Taf. 21 Fig. 2—7 nichts Genaueres im Hinblick auf die Stellungsverhältnisse zu entnehmen.

In der Bearbeitung der Commentry-Flora von 1890 ist die Organstellung der C. tuberculata bereits genauer behandelt, und zwar an der Hand von Abdrücken und von verkieseltem Material (S. 402 ff.).

Was die Abdrücke betrifft, so heißt es da wörtlich: „. . . les entre-nœuds . . . sont marqués sur les empreintes de côtes et de sillons longitudinaux provenant de faisceaux vasculaires de l'axe et qui alternent à chaque entre-nœud. Aux articulations se trouvent de bractées stériles . . .; entre les verticilles stériles se voient,

houiller et permien d'Autun et d'Epinac (Paris 1896). Es wird deshalb im folgenden nur die Publikation von 1895/98 der Einfachheit halber zitiert.

1) Vgl. hierzu die Ausführungen in Lotsy, 1909, S. 539 ff., wo ein Sporangiophor als adaxialer Lappen, die Brakteen als die abaxialen Lappen eines Sporophylls aufgefaßt werden. Weiter die Theorie von Buscallioni, 1919, nach der die Sporangiophore die terminalen Blätter von Achselsprossen der Brakteen sein sollen.

2) Wenn es zwischen diesen zwei Angaben einmal heißt, „le nombre de ces derniers (= sporangiophores) est double de celui des bractées stériles", so ist das wohl nur ein Druckfehler und ist statt „double" dem Sinn des übrigen Textes entsprechend „moitié" zu setzen.

à peu près à la moitié de l'entre-nœud, un verticille fertile composé de ... sporangiophores, insérés sur les faisceaux ligneux de l'axe: il y a donc autant de sporangiophores que l'on compte de bandes ligneuses verticales ... Le nombre des sporangiophores est moitié de celui des bractées stériles ..."

Daraus ergibt sich, daß Renault Alternanz der Sporangiophore annimmt. Und Gleiches geht aus den Bemerkungen über verkieselte Ähren dieser Art hervor: „Les pedicelles qui portent les sporanges sont insérés au milieu de l'entre-nœud sur les côtes saillantes, formées par les coins ligneux ..." Und daß diese „Côtes saillantes" wie bei den vegetativen Achsen alternieren, geht aus der Bemerkung weiter unten hervor, wo Renault das Fehlen der schrägen Transversalverbindungen der Leitbündel der aufeinanderfolgenden Internodien an den Knoten notiert: „Aux articulations, on ne voit pas des cloisons transversales, soit parce que les épis différaient en cela des rameaux et des tiges, soit, ce qui est plus vraisemblable, que toute trace en aurait disparu par la macération."

Aus diesen Angaben ergäbe sich somit eine derartige Organverteilung, daß die Sporangiophore, wie auch die in gleicher Zahl wie sie vorhandenen Hauptleitbündel der Ährenachse, vor denen sie stehen, in den einzelnen Internodien, wo sie im Wirtel stehen, alternieren. Damit würde, wenigstens was die Sporangiophore anbetrifft — über die Stellung der Brakteen zu diesen und unter sich finden sich keine Angaben — eine Stellung vorliegen, gerade umgekehrt, als sie oben für Calamostachys Binneyana und C. Ludwigi gezeigt wurde.

Mit diesen Angaben stimmen im wesentlichen die 1895 im ersten Teil der Notice sur les Calamariées (S. 20) gegebenen überein.

Die zweite behandelte Annularia-Fruktifikation ist die von A. sphenophylloides Zenker: Calamostachys (Stachannularia) calathifera Weiss. Indes sind hier die Angaben dermaßen fragmentarisch, daß irgendwelche Schlüsse auf die Organstellung überhaupt nicht zu ziehen sind. Die Art ist erwähnt in der Commentry-Flora S. 407 und im ersten Teil der Notice S. 22.

Von Fruktifikationen, deren spezifisch genauere Zugehörigkeit zu vegetativen Zweigen nicht klar ist, sind in den genannten Abhandlungen Renaults verschiedene Formen beschrieben, die er teils unter das Genus Arthropityostachys, teils unter Calamodendrostachys einreiht.

Was die von Renault vorgenommene Trennung dieser sonst gemeinhin als Calamostachys zusammengefaßten Fruktifikationen betrifft, so sagt er selbst im dritten Teil der Notice S. 21: „... il n'est pas possible pour le moment de rapporter à une espèce, peut-être même à un genre de Calamodendrée (unter diesem Sammelbegriff faßt er seine Gattungen Arthropityostachys und Calamodendrostachys zusammen) une fructification qui lui ait appartenu avec certitude". Daraus ergibt sich, daß seine Einreihung der Calamostachys-Blüten in die zwei genannten Gattungen eine nicht irgendwie wesentlicher berechtigte ist. Praktisch führt er — beiläufig bemerkt — die Trennung daraufhin durch, daß er die Formen, bei welchen die Basalpartien der Brakteen zu einer einheitlichen horizontalen Platte vereinigt sind, als Arthropityostachys bezeichnet, während er die Formen, bei welchen Brakteen bis zur Basis ganz frei sind, zu Calamodendrostachys zieht.

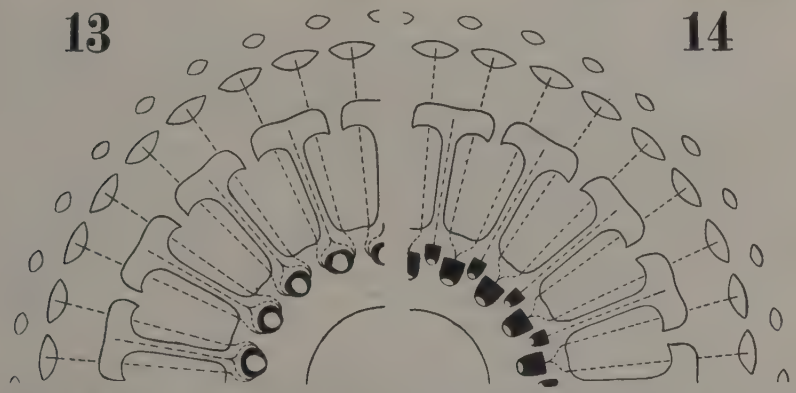
Zunächst seien einige von Renault nur ganz kurz besprochene Arten angeführt.

Die englische Calamostachys (Arthropityostachys) Binneyana Schimper wird nur ganz kursorisch behandelt. In Cours de bot. foss., 2. Teil,

S. 136 wird lediglich die Organzahl erwähnt, die für jeden Wirtel auf sechs Sporangiophore bzw. zwölf Brakteen angegeben wird. Wie ungenau die Renaultschen Angaben hier sind, ergibt sich aus dem Vergleich mit den im ersten Teil dieser Schrift angeführten Untersuchungsergebnissen über die Blüten von Calamostachys Binneyana. Weiterhin wird die Art noch erwähnt im dritten Teil der Notice S. 30; hier indes ohne weitere Angaben.

Für Calamostachys Ludwigi Carr. (in Cours de bot. foss., II, S. 135 als Bruckmannia typica Schimper bezeichnet) werden je zehn Brakteen und je fünf Sporangiophore pro Wirtel angegeben, was, wie oben gezeigt, gleichfalls falsch ist. Im Hinblick auf die Stellungsverhältnisse findet sich nur die nichtssagende Angabe: „Les verticilles stériles, formés de bractées . . . et alternantes", womit indes die Brakteen alternieren sollen, ist nicht gesagt. In den beiden anderen Abhandlungen ist diese Art nicht mehr erwähnt.

Bezüglich des allein in Notice, III, S. 29 erwähnten Arthropityostachys borgiensis Renault finden sich keine Angaben über Organzahl und Stellung.



Textfig. 13 und 14. Calamostachys (Arthropityostachys) Grand'Euryi Renault. Schema der Organstellung und Ährenachsenanatomie. In Fig. 13 nach der Darstellung in B. Renaults Cours de botanique fossile II, p. 136 ff. — Fig. 14 nach der Darstellung in B. Renaults Notice sur les Calamariées III, p. 31 ff.

Genauer, aber auch widerspruchsvoller, behandelt sind Arthropityostachys Grand'Euryi und A. Decaisnei.

Calamostachys (Arthropityostachys) Grand'Euryi Renault.

Zunächst der einschlägige Text in Cours de bot. foss., II, S. 136 ff.: „Le verticille stérile se compose de trente-six bractées et le verticille fertile de dix-huit sporangiophores . . . les cercle ligneux est . . . creusé de lacunes . . . en même nombre que les sporangiophores. À chaque lacune correspondent deux faisceaux vasculaires, à section transversale, lunulée, la convexité du croissant tournée vers l'axe, chaque sporangiophore reçoit deux branches vasculaires provenant chacune de l'une des pointes de deux faisceaux contigus. Chaque bractée reçoit également des branches de deux faisceaux voisins." Vgl. dazu die Rekonstruktion in Textfig. 13 dieser Abhandlung.

Aus der beigefügten Fig. 3 der Taf. 22 der genannten Abhandlung geht nun deutlich hervor, daß in den zwei abgebildeten aufeinanderfolgenden Sporangiophorwirteln die einzelnen Glieder übereinander stehen, und es ist auch ziemlich deutlich zu sehen, daß bei dem oberen Sporangiophorwirtel die dazugehörigen, darunter im Wirtel stehenden Brakteen so stehen, daß je eine Braktee gerade vor die Sporangiophormitte, je eine gerade vor das Interstitium zwischen je zwei Sporangiophore fällt, während die Brakteen unterhalb des unteren Sporangiophorquirls zu je zweien seitlich links und rechts von den Sporangiophoren zu liegen kommen.

Die Wichtigkeit dieser Figur liegt auf der Hand. Mit ihr ist die Identität der Organstellung von C. Grand'Euryi Renault mit der oben für C. Binneyana Carr. und C. Ludwigi Carr. beschriebenen bewiesen.

Obwohl, wie gezeigt, aus der erwähnten Figur die genaue Organstellung ohne weiteres abzulesen ist, so fehlt doch jeder Hinweis darauf im Text bei Renault, eine Sache, die für die Beurteilung seiner sonst lückenhaften und uneinheitlichen Angaben über Stellungsverhältnisse von Belang ist.

In der Beschreibung der Art in der Commentry-Flora S. 450 ff. findet sich, was Organzahlen und -stellung betrifft, nichts Weiteres. Nur hinsichtlich der Ährenachsenanatomie ist folgender Passus (S. 451) zu notieren: „Sur une coupe transversale de l'axe de l'épi faite dans un entre-nœud, on remarque que le cylindre ligneux est formé de coins de bois, dont le nombre varie avec le diamètre"; eine Angabe, die in Widerspruch steht mit der oben aus Cours zitierten, danach die Leitbündelzahl auf zweimal 18 angegeben wurde.

Diese beiden Daten stehen nun in weiterem offenem Widerspruch zu den Angaben S. 31 ff. im dritten Teil der Notice, wonach die Rekonstruktion der Textfig. 14 gefertigt ist. Es heißt da S. 32: „Le verticille stérile se compose de 36 bractées, et le verticille fertile de 18 . . . Le cylindre ligneux . . . est formé de 18 faisceaux ligneux munis de lacunes assez visibles; un peu en dehors se trouvent 18 faisceaux plus petits, munis ou non de lacunes; ce sont ces petits faisceaux qui se mettent en rapport avec les cordons, pénetrant . . . dans les bractées fertiles. Les bractées stériles, au nombre de 36, reçoivent les leurs, des coins ligneux; chacun fournit deux cordons après s'être divisé en deux branches . . ."

Die ganze Schilderung ist obendrein ungenügend, da die Stellung und Leitbündelversorgung der darüber bzw. der darunter liegenden Sporangiophorquirle überhaupt nicht behandelt ist, was wieder um so auffälliger ist, als auf Taf. 5 Fig. 4 nochmals eine Darstellung vermutlich desselben Tangentialschliffes, der bereits in Cours Taf. 22 Fig. 3 gezeichnet ist und über dessen Organstellung eben weiter oben referiert wurde, wiedergegeben ist. Außerdem ist in Taf. 5 Fig. 1 ein Querschliff abgebildet, auf dem ein Sporangiophorquirl mit sehr deutlich sichtbaren je links und rechts vor den Sporangiophoren stehenden zwei Brakteen (ganz genau wie in dem Schema der Textfig. 1) zu sehen ist. Aus der Taf. 5 Fig. 2, wo derselbe Quirl, vermutlich etwas tiefer getroffen, abgebildet ist, finden sich außer den zu-

gehörigen Brakteen auch noch die des nächstunteren Quirls. Wenigstens links im Bild ist die Alternanz der Brakteen dieser beiden Quirle deutlich zu sehen, rechts scheinen Störungen vorhanden zu sein.

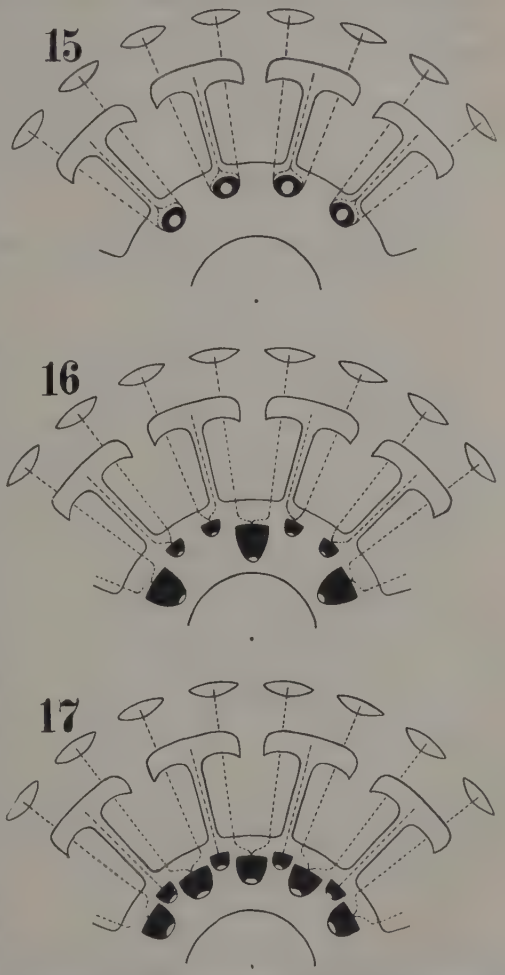
Damit ist also hier an der Hand dieser Abbildungen Renaults nochmals deutlich die Identität der Organstellung mit der oben für Calamostachys Binneyana und Ludwigi nachgewiesenen dargetan.

Wirr und unklar, wie die Textdarstellungen Renaults über Calamostachys Grand'Euryi, sind seine Darstellungen auch über

Calamostachys Decaisnei Renault.

Die Textfig. 15—17 dieser Abhandlung geben die Rekonstruktionen nach den drei verschiedenen Angaben in dem zweiten Teil der Cours, der Commentry-Flora und dem dritten Teil der Notice wieder.

In Cours heißt es S. 139: „Le nombre des bractées stériles est de 24 (statt 36 bei C. Grand'Euryi) et celui des sporangiophores de 12 (statt 18 bei Grand'Euryi). Les lacunes essentielles étaient 12 . . ." Sonst sollen die Verhältnisse wie bei C. Grand'Euryi sein (vgl. Textfig. 15).



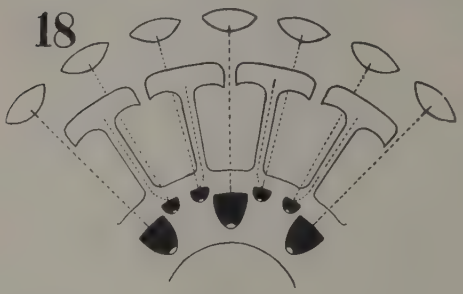
Textfig. 15—17. Calamostachys (Arthropityostachys) Decaisnei Renault. Schema der Organstellung und Ährenachsenanatomie. Fig. 15 nach der Darstellung in B. Renaults Cours de botanique fossile II, p. 139 ff. — Fig. 16 nach der Darstellung in B. Renaults Flore fossile de Commentry, p. 451 ff. — Fig. 17 nach der Darstellung in B. Renaults Notice sur les Calamariées III, p. 30 ff.

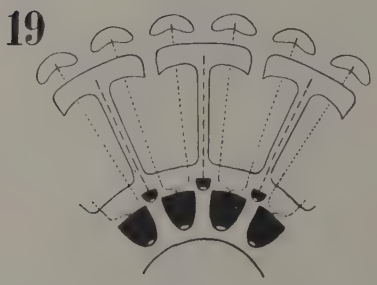
Anders ist die Darstellung in der Bearbeitung der Commentry-Flora, wo Renault S. 451 schreibt: „. . . . le cylindre ligneux est composé de 6 coins ligneux principaux, chacun présentant une lacune très nette. De chaque côté de ces coins ligneux, un peu en dehors, se trouve un faisceau vasculaire plus grêle, muni également d'une lacune, mais souvent peu distincte; le

cylindre ligneux est donc formé de six faisceaux ligneux principaux et de douze autres plus petits. C'est sur ces 12 derniers que se trouvent insérées les 12 bractées fertiles . . . Les bractées stériles, qui sont au nombre de 24, reçoivent leur cordons vasculaires, les unes (12) des faisceaux principaux de la tige, les autres (12) des faisceaux plus grêles dont nous venons de parler." (Vgl. Textfig. 16.)

Und nochmals anders ist es im dritten Teil der Notice S. 30 ff. zu lesen: „Le cylindre est composé de 12 coins ligneux principaux (mit lacune). De chaque côté de ces coins ligneux, un peu en dehors, se trouve un faisceau vasculaire plus grêle . . . Le cylindre ligneux est donc formé de 12 faisceaux ligneux principaux et de 12 autres plus petits; c'est en regard de ces douze derniers que se trouvent insérées les douze bractées fertiles . . . Les bractées stériles, qui sont au nombre de 24, reçoivent leur cordon vasculaire de faisceau principaux de la tige: chacun en fournit deux." (Vgl. Textfig. 17.)

Über die räumlichen Beziehungen der Glieder der aufeinanderfolgenden Wirtel fehlen in allen drei Darstellungen die Angaben. Abbildungen fehlen gleichfalls.





Textfig. 18. Schema der Organstellung und Ährenachsenanatomie einer „Calamodendrostachys"-Blüte nach der Darstellung B. Renaults in der Flore fossile de Commentry, p. 452 ff.

Textfig. 19. Schema der Organstellung und Ährenachsenanatomie von Calamostachys (Calamodendrostachys) Zeilleri Renault nach der Darstellung in Renaults Notice sur les Calamariées III, p. 23.

Für die als Calamodendrostachys bezeichneten Ähren sind die Darstellungen nicht weniger mangelhaft und widerspruchsvoll. In den Cours sind darüber überhaupt noch keine Angaben vorhanden. In der Commentry-Flora findet sich eine Darstellung der

Calamodendrostachys-Blüten im allgemeinen ohne Bezug auf eine bestimmte Art.

Der Darstellung entspricht die Rekonstruktion der Textfig. 18. Es heißt l. c. S. 452 ff.: „Sur une coupe transversale, faite dans un entrenœud, on peut distinguer des faisceaux principaux et de petits faisceaux plus grêles placés de chaque côté des premiers et un peu plus en dehors. Chez quelques-uns de ces épis, l'axe est formé de 8 faisceaux ligneux principaux . . .; de petits faisceaux ligneux, au nombre de 16, munis ou non de lacunes, forment une couronne très grêle discontinue, en dehors du cercle des faisceaux principaux; les 16 faisceaux sont en relations avec les bractées fertiles, qui sont au nombre de 16 également. Le long de l'axe se trouvent disposés très régulièrement à chaque articulation des

bractées stériles, au nombre de 24, insérées les unes en face des faisceaux ligneux principaux, les autres en face des faisceaux plus grêles . . . Comme dans (les épis d'Arthropitus) les bractées fertiles sont insérées à peu près à égale distance de deux circulations qui portent les bractées stériles, au milieu de l'entre-nœud par conséquent. Mais dans les épis de Calamodendron, les bractées stériles sont en nombre plus petit que dans les épis d'Arthropitus."

Was besonders beachtenswert ist und worauf auch Renault, wie angeführt, auch eigens hinweist, ist die Zusammenstellung von 16 Sporangiophoren und 24 Brakteen, womit also nur $1^1/_2$mal so viel Brakteen als Sporangiophore pro Wirtel vorhanden sind, während das Verhältnis von Brakteen zu Sporangiophoren sonst überall wie 2 : 1 ist.

Was Renault in der Commentry-Flora berichtet, ist nun bereits wieder geändert (aber ohne Hinweis auf die frühere Darstellung und deren Widerrufung) in der Beschreibung von

Calamostachys (Calamodendrostachys) Zeilleri-Renault

im dritten Teil der Notice, wo es S. 23 heißt: „Dans l'espèce que nous avons figurée on compte 14 coins ligneux, chacun muni d'une lacune, de chaque côté se trouvent de petits faisceaux ligneux, munis ou non de lacunes. . . . Les petits faisceaux . . . sont au nombre de 14 et forment dans une grande portion de l'entre-nœud une couronne très grêle discontinue en dehors du cercle des faisceaux principaux . . . Le long de l'axe se trouvent disposées très régulièrement à chaque articulation des bractées stériles au nombre de 28; là les faisceaux ligneux principaux envoient deux branches vasculaires qui pénètrent dans ces feuilles stériles . . ." (vgl. Textfig. 19).

Angefügt seien noch einige Bemerkungen zu den beigegebenen Fig. 3—8 der Taf. 3 im dritten Teil der Notice. Fig. 3 gibt einen Schliff wieder, durch den sieben Sporangiophorquirle tangential getroffen sind. Die Stellung im 1. und 2. Quirl (von oben) ist infolge Beschädigung des Stückes nicht ganz klar. Beim 3. und 4. (von oben) sind die Sporangiophore superponiert, und es ist sehr wahrscheinlich, daß auch die Sporangiophore des Wirtels 2 gerade über 3 und 4 superponiert standen; wenigstens deuten die erhaltenen Sporangienreste, verglichen mit Stellen, wo sie gut erhalten sind, auf die gegebene Annahme hin. Sicher standen die Glieder des Wirtels 1 über 3 und 4 superponiert. Superponiert untereinander stehen auch die Sporangiophore von Wirtel 5 und 6 (von oben). Es sieht aber aus, als alternierten die Quirle 4 und 5 (von oben) untereinander, so daß sich folgende Gesamtstellung zu ergeben scheint:[1])

	1		1		1		1		
?	2		2		2		2		
	3		3		3		3		
	4		4		4		4		
5		5		5		5		5	
6		6		6		6		6	

Inwieweit die Zeichnung richtig ist oder die Sache auf einem Beobachtungsfehler beruht, ist zu entscheiden natürlich nicht möglich. Nimmt man die Figur als richtig an, so könnte die Diskordanz der Superposition zwischen den Sporangiophorwirteln 4

1) Die Zahlen bedeuten je 1 Sporangiophor, die Zahlenwerte geben jeweils an, im wievielten getroffenen Quirl die Glieder stehen.

und 5 etwa auf gleiche Ursachen zurückgeführt werden wie die bei der von Calamostachys Ludwigi in der Textfig. 12 (bzw. Taf. IV Fig. 6 rechts) wiedergegebenen Ähre, nämlich auf Änderung der Zahlenverhältnisse in den Quirlen. Die Stellung des 7. Quirls (von oben) ist unklar; es sieht hier aus, als ob eine kleinere Gliederzahl vorhanden wäre als in den vorhergehenden Quirlen 5 und 6. Unklar bleiben die Lagebeziehungen der Brakteen nach dieser Fig. 3.

Fig. 4 soll ein Ausschnitt aus Fig. 3 sein, „portion de la figure précédente plus grossie", sagt die Figurenerklärung. Das ist aber unmöglich: Bei Fig. 4 sind die Sporangien von zehn Sporangiophoren eines Quirls getroffen. Die größte Zahl der getroffenen Sporangiophore in der Fig. 3 findet sich im 6. Wirtel von oben, wo aber nur acht Sporangiophore getroffen sind. Nach der Fig. 4 sieht es außerdem aus, als ob unter jedem Sporangiophor nur je eine Braktee stände; auf den Fig. 5 und 6, zwei Darstellungen eines Querschnittes, sind dagegen deutlich je zwei Brakteen seitlich links und rechts unter den Sporangiophoren eingezeichnet, womit also die eine Art der sonst für Calamostachys gefundenen Stellungsverhältnisse wiedergegeben ist.

Soweit die Angaben in den genannten Abhandlungen Renaults.

Verf. möchte in größerem Umfang nicht auf die hier wiedergegebenen Daten des französischen Forschers eingehen. Bei der — wie gezeigt — lückenhaften Darstellung, besonders der Gesamtstellungsverhältnisse und den zahlreichen Widersprüchen [1]) in dieser Darstellung einerseits, andererseits da dem Verf. französisches Material zur Bearbeitung fehlt, erscheint eine Kritik der Renaultschen Arbeiten in größerem Umfang unstatthaft.

Mit der hier gegebenen kommentarhaften Behandlung glaubt Verf. aber denen Pionierdienste geleistet zu haben, die Calamostachysreste französischer Fundorte unter Zugrundelegung der hier für Calamostachys Binneyana und C. Ludwigi vorgelegten Fragestellung bearbeiten wollen.

Außerdem geht sicher so viel aus den Tafeln und Zeichnungen bei Renault hervor, daß wenigstens für Calamostachys Grand' Euryi die vollständige Identität der Stellungsverhältnisse mit denen bei Calamostachys Binneyana und C. Ludwigi feststeht. Das ist insofern von besonderem Interesse, als in Calamostachys Grand' Euryi die reichgliedrigste Calamostachysähre vorliegt: 18 Sporangiophore und 36 Brakteen pro Wirtel gegenüber 6 bis 8 Sporangiophoren und 12 bis 16 Brakteen bei Calamostachys Binneyana und Ludwigi.

---

1) Es ist, beiläufig bemerkt, nicht uninteressant, zu verfolgen, daß die Darstellung der Leitbündelverhältnisse, in jeder Abhandlung verschieden ist, aber für alle Arten, die innerhalb je einer Abhandlung beschrieben sind, abgesehen von den verschiedenen Zahlenangaben, die gleiche ist. Vgl. die Rekonstruktionen in dieser Abhandlung: Textfig. 13 und 15 nach den Darstellungen in den Cours, 2. Teil; Textfig. 16 und 18 nach den Darstellungen in der Commentry-Flora; Textfig. 14, 17 und 19 nach den Darstellungen im dritten Teil der Notice.

Schließlich mögen einige Bemerkungen über die verschiedenen

Ausbildungsformen der Brakteen

angefügt sein.

Die Form der Brakteen der englischen Calamostachys-Arten, der homosporen C. Binneyana Carr. und der heterosporen C. Casheana Williamson, ebenso derer von C. Ludwigi Carr. des deutschen und belgischen mittleren Oberkarbons ist so, daß die einzelne Braktee einem einfachen, schmalen, allmählich spitz zulaufenden Blättchen gleicht, das in seiner oberen Partie, die etwa $^2/_3$ der Gesamtlänge beträgt, in einem rechten Winkel gegen die von der Ährenachse horizontal abgehende Basalpartie nach aufwärts abgebogen ist. Hierzn kommt noch, daß bei den erwähnten Formen die Basalpartien sämtlicher Brakteen eines Wirtels zu einer einheitlichen Platte verwachsen sind. Vergl. dazu die Textfig. 20[1]).

Brakteenformen dieser Art stehen andere gegenüber, bei welchen eine mehr oder minder schildförmige Ausbildung der oberen Partie der Blattfläche zutage tritt.

Darartiges hat bereits E. Weiß 1876, S. 43 ff. für Calamostachys mira Weiss nachgewiesen, indem er die Brakteen dieser Art folgendermaßen beschreibt:

---

1) Weitere Abbildungen finden sich:

1. Für Calamostachys Binneyana Carr.:

Längsschnitte durch die Brakteen:
Binney 1868/75, Taf. 5 Fig. 5,
Williamson 1880, Taf. 15 Fig. 13,
Scott 1920, Fig. 18, S. 44.

Ansicht der freien Brakteenpartieen von der Fläche:
Williamson 1874, Taf. 6 Fig. 33,
Williamson 1881, Taf. 54 Fig. 27.

Querschnitte durch die verwachsenen Basalpartien:
Binney 1868/75, Taf. 5 Fig. 1 und 2.

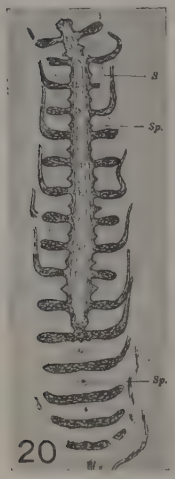
Schnitte durch die zur Platte verwachsenen Basalpartien, quer zur Ährenachse geführt:
Williamson 1880, Taf. 15 Fig. 14,
diese Abhandlung, Taf. II Fig. 1.

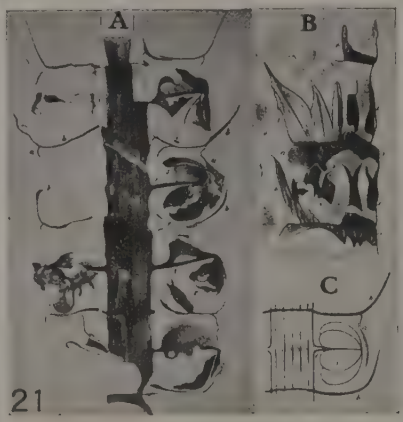
2. Für Calamostachys Ludwigi Carr.:

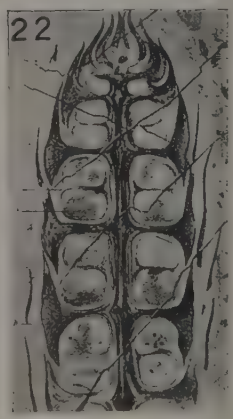
Längsansicht der Brakteen:
Weiß 1884, Taf. 22 Fig. 5.

Aufsicht auf die Basalpartien der Brakteen:
Weiß 1884, Taf. 22 Fig. 8.

„Brakteen sind erst abstehend, dann im Bogen aufrecht kurz, die Basis des folgenden Gliedes ziemlich erreichend, lanzettlich, mit Mittelnerv und einem zurückgewendeten, die Sporangien schützenden Anhängsel versehen.“ Und weiter unten im Text (S. 44) heißt es dann noch: „Sehr eigentümlich und bei keiner anderen Art bisher gesehen, ist ein Anhängsel, der sich an vielen Stellen wiederholt vorfindet, gerade da, wo das Blatt sich nach aufwärts richtet. Er ist nach unten gekehrt, und wo er vollständig erhalten ist, schildförmig über die Gruppe der Sporangien ausgebreitet zwischen diesen und dem Deckblatt, das dem nächsttieferen Wirtel angehört. Auch von außen gesehen, erblickt man diese lappenförmigen, herabhängenden Anhängsel mehr oder minder rudimentär“ [1]). (Vgl. die Textfig. 21 nach den Figuren bei Weiss, 1876, Taf. 3 Fig. 1 u. 2, und Taf. 4 Fig. 1a.)







Textfig. 20. Calamostachys Binneyana Carr. Längsschliff durch die Ähre. Aus Seward 1899, Fig. 94, S. 352.

Textfig. 21. Calamostachys mira Weiss nach den Abbildungen in Ch. E. Weiß 1876, Taf. 3 Fig. 1 u. 2, Taf. 4 Fig. 1A. — Fig 21A. Längsbruch einer Ähre. Fig. 21B. Flächenansicht der Ähre. Fig. 21C. Schematische Rekonstruktion von Sporangiophor und Braktee nach Weiß. *t* Stielchen des Sporangiophors, *s* Sporangien desselben, *b* nach aufwärts gerichtete, *a* nach abwärts gerichtete Partie der peltaten Braktee.

Textfig. 22. Calamostachys (Arthropityostachys) borgiensis Renault. Längsschliff durch die Ähre. *b* peltate Braktee, *c* Sporangiophor, *d* dessen Sporangien.

Die gleichen oder doch wenigstens recht ähnlichen Verhältnisse scheinen dann in der verkieselten Ähre der von B. Renault mehrfach erwähnten Calamostachys (Arthropityostachys) Grand'Euryi Renault vorgelegen zu haben. Vgl. dazu seine Ausführungen in Cours de

1) Vgl. auch noch die kritischen Bemerkungen in Weiß, 1884, S. 176.

botanique fossile II, S. 136 ff. und die Abbildungen Taf. 21 Fig. 8, Taf. 22 Fig. 1, ferner in der Notice III, S. 31 ff.

Besonders deutlich ausgebildet und gut erhalten scheint die schildförmige Brakteenform bei der von Renault 1895 im dritten Teil der Notice S. 28 erwähnten und dort Taf. 4 Fig. 1—4 abgebildeten Calamostachys (Arthropityostachys) borgiensis Renault. Vgl. die Wiedergabe seiner Fig. 1 der Taf. 4 hier in der Textfig. 22.

Inwiefern derartige peltate Brakteenformen möglicherweise Etappen auf dem Wege von sterilen „Brakteen" von der Form derer von Cal. Ludwigi und Binneyana bis zu den peltaten „Sporangiophoren" aller Equisetales, der fossilen und rezenten, sind, soll hier — so verlockend derartige Spekulationen sind — nicht weiter ausgeführt. werden.

Zusammenfassung.

Die vorliegenden Untersuchungen hatten zum Ziel die Aufklärung der genauen Verhältnisse der Organstellung und der zahlenmäßigen Beziehungen der Organe zueinander in der Calamostachys-Blüte.

Es gelangten zur Untersuchung strukturbietende Reste von Calamostachys Binneyana Carr. von englischen Fundorten und solche von C. Ludwigi Carr. vom Ruhrgebiet.

Für beide Arten ergibt sich, daß die in Wirteln stehenden Sporangiophore stets superponiert und die gleichfalls in Wirteln stehenden Brakteen stets alternierend stehen und daß Brakteen- und Sporangiophorwirtel in vertikaler Alternanz an der Ährenachse aneinander gereiht sind.

Die Zahlenverhältnisse sind so, daß in der Regel im unteren Teil der Blütenähren 8gliedrige Sporangiophor- und 16gliedrige Brakteenwirtel, im oberen Teil der Blütenähren 6gliedrige Sporangiophor- und 12gliedrige Brakteenwirtel stehen. 7gliedrige Sporangiophor- und 14gliedrige Brakteenquirle sind für die Übergangsregion charakteristisch.

Gemäß der Superposition der Sporangiophore und der Alternanz der Brakteen einerseits und andererseits der Tatsache, daß die Zahl der Brakteen — von einzelnen kleinen Störungen abgesehen — stets doppelt so groß ist als die der Sporangiophore, ergeben sich zwei verschiedene Lagebeziehungen der Brakteen zu dem jeweils nächsthöheren Sporangiophorwirtel, wobei sich die beiden Stellungsarten in vertikaler Alternanz befinden. Einmal ist die Stellung der Brakteen so, daß sie zur Hälfte median vor den über ihnen liegenden Sporangiophoren stehen und zur Hälfte damit alternieren; das andere Mal finden sich je zwei Brakteen etwas seitlich vor je einem Glied des über ihnen liegenden Sporangiophorquirls. Vgl. das theoretische Diagramm der Textfig. 5.

Die gleiche Stellungsart von Sporangiophoren und Brakteen wurde wahrscheinlich gemacht für Calamostachys Grand'Euryi Renault, mit je 18 Sporangiophoren bzw. 36 Brakteen im Wirtel.

Anhangsweise ist eine Zusammenstellung der Angaben Renaults über strukturbietende Reste von CalamostachysArten französischer Fundorte angefügt.

Zuletzt findet sich eine Zusammenstellung der verschiedenen Ausbildungsformen der Calamostachys-Brakteen.

Verfasser möchte sich gestatten, auch an dieser Stelle seinen verbindlichen Dank auszusprechen den Herren Prof. Broili-München und Gothan-Berlin, sowie der Direktion der Preußisch-geologischen Landesanstalt in Berlin für liebenswürdige Überantwortung von wertvollem Material zur Bearbeitung und für leihweise Überlassung von Literatur.

München, Botanisches Institut, 17. Juni 1924.

Verzeichnis der wichtigeren Literatur.

Binney, E. W., Observations on the Strukture of fossil Plants found in the Carboniferous Strata. Part I. Calamites and Calamodendron. London, printed for the Palaeontographical Society 1868.

Bower, F. O., The origin of a Landflora. London 1908.

Buscalioni, Luigi, Note preventive: 5. Sulla natura degli sporofilli delle crittogame superiori viventi e delle gimnosperme. Bollettino dell' Accademia Gioenia di Scienze naturali in Catania 1919, Bd. 47.

Carruthers, W., On the structure of the fruit of Calamites. Seemann's Journ. of Botany 1867.

Hickling, G., The Anatomy of Calamostachys Binneyana, Schimper. Mem. and Proceed. of the Manchester Lit. and Philos. Soc. 54, 1909/10.

Jongmans, W. J., Anleitung zur Bestimmung der Karbonpflanzen West-Europas. Bd. I, Freiberg (Sachsen) 1911.

Jongmans, W. und P. Kukuk, Die Calamariaceen des rheinisch-westfälischen Kohlenbeckens. Mededeelingen van's Rijks Herbarium Leiden 1913, No. 20.

Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. II. Cormophyta zoidogamia. Jena 1909.

Ludwig, R., Calamitenfrüchte aus dem Spateisenstein bei Hattingen a. d. Ruhr. Palaeontographica X, 1861.

Renault, B., Cours de Botanique fossile II. Paris 1882.

Ders., Notice sur les Calamariées I—III. Autun 1895/98.

Ders., Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac. Flore fossile, 2. Teil, Paris 1896.

Renault, B. und R. Zeiller, Études sur le terrain houiller de Commentry. Flore fossile. Paris 1888/90. — Der die Calamiten enthaltende 2. Teil (1890) ist von B. Renault allein bearbeitet.

Renier, A., Observations sur des empreintes de Calamostachys Ludwigi Carruthers Annales de la Société geologique de Belgique, Mém. in 4°, 1911/12.
Schimper, W. Ph., Traité de Paléontologie végétale. Vol. I, Paris 1869.
Schenk, A., Über die Fruchtstände fossiler Equisetineae. Botanische Zeitung 1876.
Scott, D. H., Studies in fossil Botany. 3. Aufl., Teil I, London 1920. (1. Aufl. 1900.)
Seward, A. C., Fossil Plants. Vol. I, Cambridge 1898.
Solms-Laubach, Graf zu, Einleitung in die Paläophytologie 1887.
Weiß, Ch. E., Steinkohlen-Calamarien I. Abhandlungen zur geologischen Spezialkarte von Preußen und den Thüringischen Staaten, Bd. II, Heft 1, Berlin 1876.
Ders., Steinkohlen-Calamarien II. Ibid., Bd. V, Heft 2, Berlin 1884.
Williamson, W. C., On the organization of the Fossil Plants of the Coal-Measures. Part V. Philosophical Transactions of the Royal Soc. of London, 1874, Vol. 164.
Ders., On the organization of the Fossil Plants of the Coal-Measures. Part X. Ibid., 1880, Vol. 171.
Ders., On the organization of the Fossil Plants of the Coal-Measures. Part XI. Ibid., 1881, Vol. 172.
Williamson, W. C. and D. H. Scott, Further Observations on the Organzation of the fossil Plants of the Coal-Measures. Part I. Ibid.. 1894, Vol. 185.

Tafelerklärung.

Calamostachys Binneyana Carr.: Taf. II Fig. 1, 1 A, 2; Taf. III Fig. 3 und 4; Taf. IV Fig. 5.

Calamostachys Ludwigi Carr.: Taf. IV Fig. 6.
(Sämtliche Figuren nach Abzügen ohne Retouche.)

Taf. II Fig. 1. Photogramm des Dünnschliffes Nr. 87 (Samml. Bot. Inst. München), im Bild unten ein achtgliedriger Sporangiophorquirl, oben der dazugehörige Braktealquirl getroffen.
Zeiss Planar 1 : 4,5. $F = 50$ mm. — Vergrößerung etwa 17 fach.

Taf. II Fig. 1 A. Vergrößerung der Ährenachse; aus dem vorhergehenden Präparat.
Zeiss Apochromat 16 mm. Komp. Ok. 4. — Vergrößerung etwa 55 fach.

Taf. II Fig. 2. Photogramm des Dünnschliffes Nr. 36 (Paläontologische Staatssammlg. München).
Querschnitt durch die Achse eines achtgliedrigen Sporangiophorquirls.
Zeiss Apochromat 16 mm. Komp. Ok. 4. — Vergrößerung etwa 55 fach.

Taf. III Fig. 3. Photogramm des Dünnschliffes Nr. 84 α (Samml. Bot. Inst. München). Querschnitt durch einen sechsgliedrigen Sporangiophorquirl und die darunterliegenden Brakteen, vgl. dazu die schematische Umrißzeichnung der Textfig. 6. — Organstellung gleich wie in dem theoretischen Diagramm der Textfig. 1.
Zeiss Planar 1 : 4,5. $F = 50$ mm. — Vergrößerung etwa 17 fach.

Taf. III Fig. 4. Photogramm des Dünnschliffes Nr. 84 β (Samml. Bot. Inst. München). Querschnitt durch einen achtgliedrigen Sporangiophorquirl und die darunter-

liegenden Brakteen, vgl. dazu die schematische Umrißzeichnung der Textfig. 8. — Organstellung gleich wie in dem theoretischen Diagramm der Textfig. 2. Zeiss Planar 1 : 4,5. $F = 50$ mm. — Vergrößerung etwa 15 fach.

Taf. IV Fig. 5. Photogramm des Dünnschliffes No. 85 (Samml. Bot. Inst. München). Querschnitt durch einen achtgliedrigen Sporangiophorquirl und die darunterliegenden Brakteen, vgl. dazu die schematische Umrißzeichnung der Textfigur 7. — Organstellung wie bei dem Dünnschliff der Fig. 4 der Taf. III, gleich wie in dem theoretischen Diagramm der Textfig. 2.
Zeiss Planar 1 : 4,5. $F = 50$ mm. — Vergrößerung etwa 17 fach.

Taf. IV Fig. 6. Photogramm eines Dünnschliffes durch drei Ähren des bei E. Weiß, Steinkohlen-Calamarien II, 1884, Taf. 22 Fig. 1—4 abgebildeten Stückes von Hattingen a. d. Ruhr; getroffen sind hauptsächlich die zwei Ähren, die l. c. in Taf. 22 Fig. 4 schräg unter den mit 8 und 9 bezeichneten angebrochenen Ähren liegend dargestellt sind.
Im Bild ganz links ist eine 3. Ähre angeschliffen. Zu der im Bild in der Mitte dargestellten Ähre vgl. die schematische Umrißzeichnung der Textfig. 11. Zu der im Bild rechts dargestellten Ähre vgl. die schematische Umrißzeichnung der Textfig. 12.
Zeiss Planar 1 : 4,5. $F = 75$ mm. — Vergrößerung etwa $6^1/_2$ fach.

Ernährung, Adventivbildung und Polarität.

Von **J. M. Janse.**

Die Untersuchungen über Regeneration und Korrelation der letzten Jahrzehnte, an welchen auch Prof. Goebel einen so wichtigen Anteil genommen hat, führten immer mehr zu der Überzeugung, daß das Auftreten von Neubildungen, selbst was den Ort ihrer Erscheinung anbetrifft, in hohem Grade von der Bewegung der Nährstoffe in dem betreffenden Pflanzenteile beeinflußt wird; zu gleicher Zeit bekundete sich dadurch in mehr oder weniger deutlicher Weise die polare Eigenschaft des Organes.

Diese Schlußfolgerung war nicht so sehr das Ergebnis zusammenfassender Betrachtungen, sondern beruhte vielmehr darauf, daß so in sehr verschiedenen Fällen eine ziemlich befriedigende Erklärung des beobachteten Verhaltens erzielt wurde.

Man könnte nun aber auch umgekehrt versuchen, aus dem Weg, welchen der Nahrungsstrom innerhalb eines Pflanzenteils nimmt, abzuleiten, zu welcher Organbildung dieser fähig ist und wo sie stattfinden wird; wenn dieses Ergebnis dann mit der Erfahrung übereinstimmen würde, so dürfte man wohl die obige Schlußfolgerung als vollkommen bewiesen betrachten. Es wäre dies also der umgekehrte, rein physiologische Weg, und diesen möchte ich hier verfolgen. Dabei ist jedoch von vornherein zu beachten, daß der Versuch nur dann gelingen kann, wenn alle diejenigen Umstände, welche außerdem noch auf die Ausbildung bestimmter Organe Einfluß ausüben können, mit in Betracht gezogen werden, weil unrichtige Schlüsse sonst nicht zu umgehen sind.

Daß ich diesen Versuch hier ausführe, findet noch darin seinen Grund, daß eine ähnliche Behandlung mir früher gute Dienste erwiesen hat bei der Untersuchung von Caulerpa, wo jedoch viel einfachere Verhältnisse vorliegen, wie hier bei den höheren Pflanzen. Es zeigte sich dabei nämlich, daß bei ihrem Wachstum und ihrer Regeneration ein trübes, weißes Plasma, ähnlich demjenigen welches die Meristemzellen höherer Pflanzen erfüllt, eine überaus wichtige Rolle spielt, daß es bei Verwundung der „Blätter“ zur basalen Wunde geführt wird

und dort die Neubildung bestimmter Organe veranlaßt, und zwar so, daß ganz nahe am oberen Wundrande Rhizoiden, etwas höher hinauf Rhizome entstehen; von jenen „weißen" Strömen gänzlich unabhängig, zeigte sich dagegen das Auftreten neuer Prolifikationen; am unteren Wundrande fand nie Organbildung statt. Hiermit war also der unmittelbare Zusammenhang von Ernährung, Adventivbildung und Polarität[1]) für diese Pflanze erwiesen (Janse, I).

Wir wollen jetzt unsere Besprechung mit einer Übersicht der Kräfte, welche bei den höheren Pflanzen den Nahrungsstrom in Bewegung setzen, anfangen.

1. Als erste dieser Kräfte muß die Anziehung, welche wachsende Teile auf die Nährsubstanzen ausüben, genannt werden. Daß eine solche Anziehung wirklich vor sich geht, wurde schon von Sachs (S. 429) anerkannt: „Die Anregung zu den Stoffbewegungen wird immer durch das Wachstum der jungen Organe gegeben" sagte er: ein Pflanzenteil wächst also nicht, weil er ernährt wird, sondern sucht sich zu ernähren, weil er wächst, dabei Nahrung verbraucht und dadurch die Substanzen aus seiner Umgebung zu sich zieht. Das Wachstum ist somit primär, die Nahrungszufuhr sekundär. Es hat dieser schon längst bekannte Satz sehr an Bedeutung gewonnen durch die neueren Untersuchungen von Haberlandt, der zeigte, daß die Zellteilung erst durch Einwirkung spezieller Substanzen (Hormone) stattfindet, so daß man jetzt sogar sagen müßte, daß die Anregung seitens der Hormone die eigentliche primäre Wirkung darstellt, auf welcher dann sukzessive Zellteilung, Wachstum und endlich die Anziehung der benachbarten Nährstoffe folgt.

Wenn nun bei seiner Ernährung jedes Meristem als Attraktionspunkt wirkt, so müssen benachbarte Meristeme unter sich in Konkurrenz treten, wenn es darauf ankommt, einen gewissen Vorrat zur Verteilung zu bringen; wer dann die schnellste Zellteilung aufweist, zieht am stärksten die Nahrung zu sich, wächst dadurch stärker wie die übrigen, übt so eine noch stärkere Anziehung aus usw., und so zeigt sich schließlich die bekannte Erscheinung, daß von benachbarten Organen das eine sich sehr üppig entwickelt, während die übrigen immer mehr zurückbleiben und am Ende sogar eingehen können.

---

1) Unter Polarität verstehe ich die Eigenschaft vieler Zellen, in der einen Richtung in anderer Weise zu wirken wie in der entgegengesetzten, wobei entweder beide oder auch nur einer der beiden Pole sich aktiv verhalten können (vgl. Janse I, S. 451 ff.; III, S. 180). Alle sonstigen damit zusammenhängenden Erscheinungen sind demnach als mehr oder weniger direkte Folgen dieser Polarität zu betrachten.

Alle die Attraktionspunkte, welche in der Pflanze vorkommen können, sind zu den nachfolgenden Gruppen zurückzubringen:

a) Primäre Meristeme an wachsenden Stengeln, Blättern und Wurzeln;
b) Schlafende Knospen und Wurzelanlagen;
c) Sekundäre Meristeme;
d) Wundphellogen und Kallus;
e) Befruchtete Eizellen und
f) Gallen.

Wenn man auf diese Meristeme Rücksicht nimmt, muß sich in allen Fällen und an jedem Pflanzenteil beurteilen lassen, in welcher Richtung die Bewegung der Nährsubstanzen stattfindet, wenn dabei auch auf ihre relative Stärke geachtet wird. Durch Entfernen einer oder mehrerer dieser Anziehungspunkte, oder auch indem man ihr Wachstum durch Eingipsen verhindert (Goebel, II, S. 134), können konkurrierende Stellen ausgeschaltet werden. Reichliche Benetzung sowie Wasserzufuhr überhaupt übt dagegen eine fördernde Wirkung auf die Entwicklung aus (Wakker, S. 86; Loeb, I, II).

Als zweite Kraft muß diejenige genannt werden, welche die Substanzen, unabhängig von jeder anderen Wirkung, stets von oben nach unten zu verschieben sucht. Was ihre Richtung anbetrifft, stimmt sie also mit dem schon seit 1687 durch Malpighi bekannten, „absteigenden Strom" überein, doch während dieser Strom bisher höchstens als Erscheinung aufgefaßt wurde, ohne daß man ihre Ursache kannte (aber auch nicht selten, wie von Sachs, als unwesentliches Faktum zur Seite gestellt wurde, so daß er später in der Physiologie fast immer unbesprochen blieb), haben nähere Versuche gezeigt, daß dieser Strom als von einer eigenen Kraft hervorgerufen aufgefaßt werden muß, deren Ursache in der Protoplasmabewegung in bestimmten Zellen (Kambium und die angrenzenden jungen sekundären Gewebe) zu suchen ist (Janse, II, S. 84).

Diese Kraft bekundete sich hiermit als ein prinzipielles Analogon der „basipetalen Impulsion", welche bei Caulerpa aufgefunden wurde (Janse, I, S. 403, 442), deren engster Zusammenhang mit der Protoplasmabewegung sowie mit der Bestimmung der Stelle des Auftretens bestimmter Neubildungen auffallend deutlich hervortrat.

Daß in den beiden genannten Fällen auch nicht die geringste Andeutung einer in entgegengesetzter Richtung wirkenden Kraft aufgefunden wurde, muß die große Bedeutung, welche diesem, von äußeren Umständen unabhängigen Strome zukommt, noch erhöhen.

Die dritte Kraft, die Schwerkraft, kann sich auf Wachstum und Regeneration in zwei verschiedenen Weisen äußern.

Die erstere wurde von Vöchting beobachtet z. B. an verkehrt aufgehängten Stecklingen von Salix und Heterocentron (I, S. 29, 187), an welchen die Wurzeln nicht, wie an aufrecht gestellten, nur an der Basis, sondern außerdem weit davon, nach der Spitze hin, zum Vorschein kamen, so daß „ . . . . bei der Bestimmung des Ortes der neuentstehenden Wurzeln die Schwerkraft in erheblicher Weise beteiligt ist".

Ein völlig damit übereinstimmendes Verhalten zeigte wiederum Caulerpa: an „Blättern" treten meist bald nach ihrer Abtrennung ganz nahe an der basalen Wunde Rhizoiden auf; hängt man sie jedoch verkehrt, so erscheinen sie an immer weiter von der Basis entfernten Stellen, je später sie hervortreten, so daß sie, bei kurzen Blättern, sogar aus der Spitze selbst hervorgehen können.

Caulerpa zeigte aber auch noch einen weiteren, mehr unmittelbaren Einfluß der Schwerkraft auf die Ernährung der Blätter: wenn eine Prolifikation auf einem Blatte sich ausbildet, so entsteht allmählich ein ganzes Bündel kräftiger Ströme, welches, aus dem Prolifikationsstiel heraustretend, sich geradeswegs dem Stiel des Tragblattes zuwendet; entsteht nun jedoch eine Prolifikation an einem verkehrt aufgehängten Blatte, so richtet jetzt ein Teil, bisweilen wohl die Hälfte, des Bündels sich apikalwärts, um aber bald nachher, offenbar von der basipetalen Impulsion besiegt, in großem Bogen sich doch der Blattbasis zuzuwenden (Janse, I, S. 411, Taf. 10, Fig. 14, 18). Dieses zeigt somit, daß der Schwerkraft ein unmittelbarer Einfluß auf die Richtung der Protoplasmaströme, also auch auf die Distribution der Nährstoffe, zugeschrieben werden muß; demnach wäre es möglich, daß die von Vöchting beschriebene Erscheinung schließlich ebenfalls auf einer solchen Einwirkung beruht.

Die zweite Art, in welcher die Schwerkraft den Nährstoffstrom offenbar beeinflussen kann, ist die, zumal in der Praxis längst bekannte Erscheinung, daß eine Knospe sich um so schneller entwickelt, je steiler sie aufgerichtet ist, je mehr die Richtung ihrer Achse also sich der Lotlinie nähert.

Von den drei erwähnten Kräften beruht die erste somit auf dem morphologischen Aufbau des betreffenden Pflanzenorganes (gegenseitige Lage der Meristeme), die zweite auf einer autonomen Wirkung der Protoplaste bestimmter Gewebe, während die dritte die von allem unabhängige Schwerkraft darstellt.

Wenn man nun versuchen würde, die verschiedensten Regenerationserscheinungen durch den von jenen Kräften in Bewegung gesetzten Nahrungsstrom allein zu erklären, so würde man bald erfahren, daß dieses nicht immer zu erreichen ist. Bei genauerer Betrachtung stellt es sich nämlich heraus, daß es in der Pflanze auch noch andere Umstände gibt, welche auf die Organbildung in bestimmter Weise einwirken und welche daher einer klaren Einsicht in die Verhältnisse im Wege stehen.

Daß unter anderem eine innere Disposition hier ihren Einfluß gelten läßt, geht aus den nachfolgenden Beispielen deutlich hervor: bei den Gefäßkryptogamen (die Equiseten ausgenommen) fehlen die Achselknospen regelmäßig und findet Adventivknospenbildung dennoch sehr selten statt (Psilotum, vivipare Farne), während auch gesteckte Farnblätter nie Adventivwurzeln bilden; das letztere scheint auch bei Monokotylen nur sehr selten vorzukommen. Knospen auf Blättern treten normal bei verschiedenen Cruciferen auf, Gesneraceen und Crassulaceen lassen häufig aus dem Stiel gesteckter Blätter Knospen und Wurzeln hervorgehen; viele Begonien bilden Knospen aus Epidermiszellen der Blätter usw. Schließlich erwähnt Beijerinck (II, S. 101), daß bei Brassica-Arten Bastardierung die Knospenbildung fördert.

Der Nahrungsstrom bestimmt daher nie, was geschehen soll, selbst nicht ob etwas gebildet werden soll; doch wenn etwas entsteht, so ist er es, der die Stelle, wo es hervortritt, bestimmt oder bestimmen hilft.

Außerdem können anatomische Verhältnisse einen wichtigen Einfluß ausüben, wie aus dem Folgenden hervorgeht.

Da die basipetale Impulsion die Nährstoffbeförderung ausschließlich, oder doch in sehr vorwiegendem Maße, im Kambialgewebe und in den angrenzenden jungen Phloem- und Xylemschichten veranlaßt, so müssen alle Adventivbildungen, welche sie auch sind, um so besser ernährt werden, je kürzer und bequemer der Weg ist, der sie mit diesen Geweben verbindet. So muß der Strom erstens die Entwicklung derjenigen Organe fördern, welche mit dem Kambium schon von Anfang an in inniger Verbindung stehen, und zweitens muß er veranlassen, daß neue Organe, und zumal jene, welche aus diesen Geweben ihren Ursprung nehmen, vorwiegend nach der Richtung hin sich ausbilden, wohin der Nahrungsstrom seinen Weg nimmt.

Daß die Wurzeln, welche stets aus Kambium hervorgehen, zumal an Stecklingen und Blättern, die basale Wundfläche bevorzugen, wird jetzt begreiflich erscheinen; andererseits wird der Strom die Knospen

nur dann begünstigen können, wenn auch diese im Kambium entstehen, was jedoch bekannterweise nur ausnahmsweise der Fall ist. Meistens werden sie doch im Parenchym angelegt, und bildet sich die Gefäßbündelverbindung mit dem Kambium erst nachträchlich, von der Knospe ausgehend, aus. Kommen sie an der basalen Seite zum Vorschein, so werden sie in günstigeren Bedingungen sich befinden, als wenn sie apikalwärts entstehen.

Wenn man daher schon kaum erwarten kann, daß der Strom einen erheblichen Einfluß auf die Neubildung endogener Knospen ausübt, noch geringer müßte seine Einwirkung z. B. auf die adventiven Knospen vieler Begonien sein, welche exogen oder selbst innerhalb der Epidermiszellen entstehen; dementsprechend fand Wakker (S. 9, 20), daß sich schon ein kleines Knöllchen und ein Blättchen mit feinem Adernetz zeigte, bevor noch das unter der Epidermis liegende Gewebe zur Bildung eines Verbindungsstranges in Teilung ging. Erst wenn dieses Gefäßbündel fertig war, sah er die Knospe sich schnell weiter entwickeln. Man könnte daher weiter geneigt sein, zu fragen, ob vielleicht die Tatsache, daß, da an diesen Blättern oberhalb kleiner Querschnitte durch die Nerven so leicht Knospen entstehen, während sie so schwierig oberhalb der Stielwunde zum Vorschein treten, damit in Zusammenhang stehe, daß in den dünnen Nerven die Stockung des Kambialstromes sich wohl, im dicken Blattstiele dagegen nicht oder kaum in den benachbarten Epidermiszellen bemerkbar macht. An gesteckten Blättern, mit Stiel, von Begonia phyllomaniaca fand Wakker (S. 11, 81) weiterhin, daß nach einiger Zeit Teilung der Epidermiszellen sich einstellte, welche bei der Wunde anfing und sich dann immer weiter hinauf verbreitete; dieser ganze Vorgang darf demnach wohl als eine reine Wundreaktion aufgefaßt werden.

Wenn nun außerdem bestimmte Pflanzen eine überaus große Neigung an den Tag legen, Knospen zu bilden, wie z. B. an Stengeln, nahe bei der Stelle, wo Knospen weggeschnitten wurden (Vöchting, I, S. 49), oder an Wurzeln (Beijerinck, II, S. 99, 103), so müssen hieraus allein schon verwickeltere Verhältnisse sich ergeben, teils weil dann Knospen an unerwarteter Stelle auftreten können, teils auch weil eine solche kräftige Knospenbildung durch starke Nahrungsentziehung ungünstig auf die Ausbildung benachbarter Organe einwirken kann. In solchen Fällen könnten auch die Polaritätserscheinungen demnach zu Schlüssen führen, welche dem wirklichen Sachverhalt kaum entsprächen.

Wir wollen jetzt die Organbildung an der Hand obiger Betrachtungen gruppenweise besprechen und dabei der üblichen Einteilung in

Blätter, Stengel und Wurzeln folgen; es ist dieses um so zweckmäßiger, weil in diesen drei Gruppen die Probleme sich wesentlich verschieden gestalten.

I. Blätter.

An gesteckten Blättern ist die Organbildung wohl am besten bekannt; die einfache Versuchsanstellung, welche es erlaubt mit einer großen Anzahl Blätter zugleich zu experimentieren, mag davon die Hauptursache sein.

Die bis 1876 beschriebenen Fälle umfassen nach Regels Zusammenstellung (S. 478) 55 Phanerogamen, Lindemuth (I, S. 479, 619) prüfte derer 124 und Stingl (S. 180) 114, so daß, die an weiteren Stellen beschriebenen Fälle mitgerechnet, das Verhalten von höchstens 350 Blättern bekannt ist; sie genügen wohl um daraus die allgemeinen Gesetze, welche die Organbildung der Blätter beherrschen, abzuleiten.

Das Problem, diese Organneubildung mit dem Nahrungsstrom in Verbindung zu bringen, ist hier wohl am einfachsten.

In ausgewachsenen Blättern wirkt von den erwähnten Kräften doch nur die basipetale Impulsion; allein wenn von Anfang an Adventivknospen angelegt sind, üben auch diese ihre Anziehung auf die Nährsubstanzen aus. Ob diese Knospen nun groß sind, mit bloßem Auge sichtbar, oder so klein, daß sie vielleicht nur aus einzelnen Zellen bestehen, ist prinzipiell gleichgültig, weil es eben nur darauf ankommt, ob überhaupt teilungsfähige, embryonale Zellen sich vorfinden. Doch wenn sie so klein sind, können sie leicht zu Mißverständnissen Anlaß geben, weil es dann später scheinen könnte, als seien die Knospen aus erwachsenen Zellen hervorgegangen, während dieses doch nicht der Fall war.

A. Blätter mit Adventivknospen. Blätter, an welchen Adventivknospen gleich anfangs angelegt werden, kommen verhältnismäßig sehr selten vor; unter den Tausenden Phanerogamen, welche im Freien sowie in den Gewächshäusern zu fast täglicher Beobachtung Gelegenheit bieten, wurden wohl nicht mehr wie 20 Gattungen aufgefunden, von welchen einzelne Arten diese Eigentümlichkeit zeigen.

Meistens bleibt an noch mit der Pflanze in Verbindung stehenden Blättern ihr spontanes Wachstum so gering, daß ihre auf die Nahrung ausgeübte Anziehung nicht genügt, um sich deren so viel zu bemächtigen, daß sie sich weiter ausbilden; es kommen aber, wie bekannt, auch Fälle vor, daß sie zu jungen Pflänzchen, mit oder ohne Wurzeln, sich ausbilden, so z. B. bei Nymphaea stellata (Goebel, I, S. 424), Drosera (Naudin, S. 14) und den viviparen Farnen. Bryophyllum

carinatum läßt an älteren Blättern nicht selten nur Würzelchen aus den Knospenanlagen in den Blattkerben hervorgehen. Die Regel ist dagegen, daß sie bis zum Abtrennen des Blattes im Anfangsstadium verharren, offenbar weil die basipetale Impulsion alle Nährstoffe in den Stengel ableitet. Erst wenn dieser Weg durch Abschneiden des Blattes gesperrt wird, fangen sie an, sich zu entwickeln, wobei dann die Stärkeren bald die Schwächeren unterdrücken. An der Blattstielbasis tritt dann keine Neubildung auf, weil sie durch die Anziehung seitens der Knospen verhindert wird, denn erst wenn man diese entfernt, bilden sie oft Wurzeln, wie sonstige Blätter sie vielfach zeigen.

Lehrreich sind in dieser Hinsicht die in den letzten Jahren von Loeb (I, II) angestellten ausgedehnten Untersuchungen mit Bryophyllum, deren Ergebnisse sich alle in einfachster Weise erklären lassen, wenn man von unseren Auffassungen ausgeht.

B. Blätter ohne Adventivknospen. Führen die Blätter keine Adventivknospen, so bleibt als Ursache der Nahrungsbewegung nur noch die basipetale Impulsion übrig, welche also die Substanzen immer längs der Nerven der basalen Wunde am Blatt oder am Blattstiel zuführt. Es verhält sich hier die Sache also am einfachsten, wie auch schon von Goebel hervorgehoben wurde (V, S. 241).

Sind daher bei allen Blättern die Umstände zur Organbildung an der Basis am günstigsten, so verhalten sie sich darum noch nicht alle gleich; vielfach kommen doch gar keine Organe zum Vorschein, oder es entstehen entweder nur Wurzeln oder nur Knospen, oder endlich treten Knospen und Wurzeln hervor. Berechnet man aus den Angaben von Lindemuth und von Stingl die Prohundertzahlen für diese drei verschiedenen Fälle (d. h.: nichts, Wurzeln, und Knospen mit oder ohne Wurzeln), so bekommt man bei Lindemuth: 47 %, 52 % und 5 %, und bei Stingl: 43 %, 46 % und 13 %.

Daß die beiden ersteren Zahlen bei Lindemuth höher sind, die dritte dagegen niedriger wie bei bei Stingl, rührt daher, daß Lindemuth nur eine Monokotyle untersuchte, Stingl dagegen 20, daß die Monokotylen nur selten neue Organe an Blättern bilden, und daß sie, wenn sie es tun, dann eben nur Knospen hervorzubringen scheinen. Daß die Prohundertzahlen sonst so gut übereinstimmen, beweist wohl, daß die Anzahl der untersuchten Blätter wohl genügend war, einen richtigen allgemeinen Eindruck zu liefern.

Organbildung ist somit nirgends eine notwendige Folge der Stauung des Nahrungsstromes, da sie auch in hohem Maße von der inneren Disposition der Pflanze abhängt. Neubildung kann aber er-

wartet werden, wo Stauung stattfindet, d. h. an der basalen Wunde, an der Oberlippe kleiner Querwunden und endlich an der Übergangsstelle zwischen Blattspreite und Blattstiel. An dieser Übergangsstelle sprossen ebenfalls, auch an nicht abgeschnittenen Blättern von Nymphaea stellata, die jungen Pflänzchen hervor und finden sich ebenfalls die kräftigeren Adventivknospen von Cardamine (Goebel, V, S. 158); auch bei Caulerpa ist sie öfters die bevorzugte Stelle zur Bildung von Rhizomen, zumal wenn die abgeschnittenen Blätter mit längeren Blattstielen versehen sind (Janse, I, S. 427, Taf. 11, Fig. 32).

Es sind dies längst bekannte Erscheinungen, sie sind auch kaum je in prinzipiell anderer Weise gedeutet worden; doch erst die Auffassung des Vorhandenseins einer basipetalen Impulsion als Kraft liefert eine genügende Erklärung, da es nur so begreiflich wird, wie z. B. auch im abgetrennten Blatte die Nahrung gerade an der Basis sich zu sammeln sucht, während doch das Abströmen in den Stengel aufgehört hat und jede Veranlassung zur Stauung somit fehlen müßte.

Hierdurch, und durch Vergleich mit den Versuchsergebnissen bei Caulerpa, gelangte ich früher (I, S. 452) zu der Auffassung, daß auch die Blätter höherer Pflanzen nur einen, und zwar basalen Pol aufweisen und somit als „unipolar" zu bezeichnen seien, eine Auffassung, an die auch Vöchting sich anschloß, weil, wie er sagte, die „meisten" der Blätter sich der Caulerpa ähnlich verhalten (IV, S. 147). Aber auch das Wort „meisten" hätte weggelassen werden können, weil doch kein einziges Blatt bekannt ist, welches an seiner Spitze Knospen neu, d. h. aus erwachsenen Zellen, ausbildet. Zwar scheint solches bei Drosera und auch bei Land-Utricularien der Fall zu sein (Goebel, IV, S, 389, 408), doch ob die Knospen dort wirklich aus gänzlich ausgewachsenen Zellen hervorgehen, könnte wohl mit Recht bezweifelt werden. Wenn man bedenkt, daß ihre Blätter Spitzenwachstum zeigen, welches doch sonst fast gar nicht vorkommt, daß also leicht, zumal an der Spitze, einzelne Zellen in embryonalem Zustande zurückbleiben können (Goebel, IV, S. 408), daß auch an der intakten Pflanze junge Sprosse an Blättern erscheinen können und daß bei Drosera pygmaea sogar Blätter vollständig in Brutknospen übergehen (Goebel, IV, S. 324), so scheint es wohl unwahrscheinlich, daß die auf abgeschnittenen Blättern sich ausbildenden Knospen aus Dauergewebe hervorgehen würden. Demgegenüber steht, daß Winkler (I, S. 105) erwähnt, daß sie aus erwachsenen Oberhautzellen hervorgehen, so daß sie in dieser Hinsicht den Begonien sich anschließen würden; auch dann ständen sie demnach nicht unter dem unmittelbaren Einfluß des absteigenden

Stromes, womit ihr Auftreten an ganz willkürlichen Stellen in Übereinstimmung sein würde; das Erwachsensein jener Zellen ist jedoch nicht zu beweisen.

Winkler beschreibt weiter den abweichenden Fall von der Ausbildung von Knospen an Blättern von Torenia asiatica vorwiegend auf der unteren Blatthälfte; Lindemuth sah sie dagegen „nur oberseits an der Basis des Blattstiels“ auftreten; was die Ursache dieses abweichenden Verhaltens anbetrifft, meint Goebel (III, S. 122), daß Winkler vielleicht „eine (durch Bastardierung entstandene?) Torenia-Rasse vor sich hatte, deren Blätter durch ein besonderes Sprossungsvermögen sich auszeichnen, und legt daher keinen allgemeinen Wert auf diese Beobachtung, so daß es sich hier allenfalls wohl um einen zufällig abweichenden Fall handelt.

Wirkliche Neubildung von Sprossen an der Blattspitze wurde nur für Gnetum Gnemon beschrieben (van Beusekom), doch diese entstanden infolge einer ganz besonderen Ursache, zuwissen durch Insektenstich. Eine Schildlaus rief durch ihren Stich eine apikale Kallusbildung hervor, in welcher dann, endogen, eine Knospe entstand, welche sich zu einer Sprosse ausbildete; Wurzeln traten nie auf: weder an oder bei der jungen Knospe, noch auch sonst an abgeschnittenen, gesteckten Blättern. Hier regte der Stich die Zellen somit zu erneuter Teilung an, und es entstand demzufolge ein neuer Attraktionspunkt, der kräftig genug war, um die Ausbildung ganz neuer Gewebe zu veranlassen.

C. Andere Pflanzenteile ohne Spitzenwachstum. Wenn die Blätter, wenigstens potentiell, die Eigenschaft besitzen, Neubildungen an der Basis, und zwar nur an dieser Stelle zu bilden, weil ihr alle wachsenden Gewebe abgehen, so müssen auch alle sonstigen Organe, bei denen die basipetale Impulsion als einzige Bewegungsursache des Nahrungsstromes wirkt, ein ähnliches Verhalten zeigen. Daß solches in der Tat der Fall ist, geht aus den nachfolgenden Beispielen hervor, welche alle darin, aber auch nur darin, übereinstimmen, daß sie kein oder kaum Längenwachstum zeigen. Leider ist jedoch die Anzahl der Versuche für jeden Fall eine sehr geringe.

1. Blattstiele. Getrennte Blattstiele wurden nur selten benutzt: Vöchting giebt an (I, S. 98), daß die von Begonia Rex, obwohl sie öfters von oben herab verfaulten, dennoch nicht selten an der Basis Knospen hervorbrachten, welche letztere danach ihre eigenen Wurzeln bildeten. Weiter ist nur noch die Angabe Winklers anzuführen (I, S. 105), wonach der Blattstiel von Drosera capensis

„zur regenerativen Sproßbildung befähigt ist"; hieraus darf man wohl vermuten, daß sich Knospen bildeten; ob sie sich jedoch nur an der Basis zeigten, wird nicht gemeldet.

2. Internodialstücke. Internodialstücke von Salix und Heterocentron (Vöchting, I, S. 37, 73) entwickelten schon nach kurzer Zeit einen Kranz neuer Wurzeln an ihrer Basis; weiter wurde jedoch nichts gebildet.

Begonia zeigte dagegen ein ganz abweichendes Verhalten: Vöchting (I, S. 79) fand, daß die Stücke meistenteils abstarben, doch daß sie auch schließlich Knospen an der basalen Hälfte machen konnten, ohne daß es aber je zur Wurzelbildung kam. Gerade hierbei hatte er, wie er ausdrücklich erwähnt, sich sehr viel Mühe gegeben Knospen aus dem Spitzenteil hervorgehen zu lassen, aber stets ohne Erfolg (I, S. 82); seine weitere Angabe, welche unten auf derselben Seite sich findet: „Jedes isolierte Zweigstück ist der Träger einer Kraft, deren Bestreben dahin gerichtet ist, an der Spitze derselben Triebe, an der Basis Wurzeln zu bilden", entspricht daher merkwürdigerweise keinenfalls jenen Versuchsergebnissen.

Wakker untersuchte Internodien von Begonia phyllomaniaca (S. 14): nur die schon vorhandenen Wurzelanlagen wuchsen aus, während neue nicht angelegt wurden; die vorher schon kräftigste Knospe treibt aus, unabhängig von ihrer Stellung am Internodium, nachdem auf dieser Höhe die Gefäßbündel unter sich sowie mit denen der jungen Knospe in Verbindung getreten sind. Abgeschnittene Stengel (ob mit oder ohne Achselknospen, wird nicht angegeben) von Begonia discolor erzeugen dagegen Wurzeln und Knospen aus dem Stamme, dicht über der Schnittfläche; „verhalten sich also wie Blätter", sagt Wakker (S. 22).

Gänzlich abweichend war dagegen das Verhalten der Internodien von Peperomia rubella nach Winkler (II, S. 48): sie bildeten aus der basalen Schnittfläche Wurzeln, doch aus der apikalen gingen Sprosse hervor, und zwar ein Sproß aus jedem der auf dem Stengelquerschnitt verteilten Gefäßbündel; wir kommen später (S. 276) noch auf diesen Fall zurück.

Nach eigenen Versuchen entstanden aus dem Basalteil von Internodien von Acanthus polystachus nahe an der Wundfläche Wurzeln und dort, aber nur bei dem kräftigsten, auch eine Knospe aus dem Basalkallus, während bei allen mehrere Knospen aus dem Apikalkallus hervorgingen. (Der Kallus und seine Organbildung wird im nächsten Abschnitt, S. 276, besprochen.)

Den Internodialstücken sehr ähnlich scheinen solche Stengelstücke sich zu verhalten, von denen zuvor die Achselknospen entfernt waren; ausgenommen sind jedoch jene Fälle, in welchen sich neue Knospen aus den Gefäßbündeln bilden, welche beim Entfernen der Knospen angeschnitten wurden. Daß solches bisweilen stattfindet, wurde zuerst von Vöchting (I, S. 49) bemerkt bei Salix und von Beijerinck bestätigt (II, S. 103, 105); er nennt diese Stellen „Knospenkerne", also Stellen, welche dadurch bevorzugt sind, daß sie eine sehr große Neigung zur Knospenbildung zeigen. Mit dem Nahrungsstrom oder mit der Polarität haben diese somit nichts zu tun.

3. Ranken. Nach einer kurzen Angabe von Vöchting (III, S. 129, Note) brachte eine gesteckte Ranke der Weinrebe an der Basis Wurzeln hervor; Winkler untersuchte in dieser Beziehung eine Anzahl anderer Ranken, doch nur die von Passiflora bildeten, ebenfalls an der Basis, Knospen und Wurzeln (II, S. 45).

4. Blütenstengel können auch Organbildung an der Basis zeigen, wie Carrière für Primula angibt, und Beinling es für Echeveria bestätigt (S. 30). Lindemuth gibt außerdem an, daß abgeschnittene Blütensprosse von Lachenalia an ihrem unteren Teile, exogen, Bulbilli und bisweilen auch einzelne Würzelchen bildeten; an solchen von einer Hyazinthe dagegen, von welchen jedoch zuvor alle Blütenknospen entfernt waren, entstanden Bulbilli gleich neben den Ansatzstellen der Blüten und nicht an der Basis.

5. Früchte. Weil die unterständigen Fruchtknoten als in den Blütenstengel eingesenkte Fruchtblätter aufgefaßt werden, wären die Versuche mit gesteckten Früchten von Opuntia (Vöchting, I, S. 110), also auf solche mit Stengelstecklingen zurückzuführen; dementsprechend sieht man sie Wurzeln an der Basis hervorbringen. Es tritt hierbei jedoch dieselbe Komplikation ein wie oben beim Blütenstengel von Hyacinthus (nach Lindemuth), weil, wie dort die Ausbildung der Bulbilli, hier die Samenentwicklung den Nahrungsstrom größtenteils hinaufleitete und so (bei Opuntia) am oberen Teile das Auswachsen von einigen der schon vorhandenen Knospen hervorrief.

Carrière fand außerdem, daß auch oberständige Früchte, wie die von Lilium, Wurzeln an der Basis treiben können (Beinling, S. 30).

Aus allen diesen Beispielen geht somit hervor, daß an Blättern, sowie an allen übrigen Organen, welche kein embryonales Gewebe aufweisen, die Neubildungen, welche eventuell sich ausbilden, ausschließlich an der Basis hervortreten. Am deutlichsten zeigen solches jene Teile, welche,

wie die Wurzeln, unmittelbar aus den den absteigenden Strom führenden Elementen ihren Ursprung nehmen. Besteht dagegen eine so unmittelbare Verbindung nicht, wie bei Knospen, so macht der Einfluß der basipetalen Impulsion sich weniger bemerkbar, und deutlich selbst um so weniger, je weiter der Organanfang von den Gefäßbündeln entfernt ist, wie z. B. bei den rein epidermoidalen Knospen von Begonia, und wird erst stärker, wenn eine direkte Verbindung hergestellt ist.

Wenn Blätter von vornherein an bestimmten Stellen embryonale Gewebe aufweisen, so machen auch diese ihren Einfluß auf den Nahrungsstrom geltend, obwohl solches meistens nur Erfolg hat, nachdem die offenbar kräftige basipetale Impulsion, die sonst die Substanzen in den Stengel überführte, durch Abschneiden des Blattes beseitigt wurde.

Treten endlich, durch bestimmte äußere Einflüsse, neue entwicklungsfähige Stellen auf (Knospenkerne, Gallenbildung, Samenentwicklung usw.), so können Art und Stellung der Neubildungen Abweichungen zeigen, welche dem dadurch geänderten Verlauf des Nahrungsstromes entsprechen.

Von irgendeiner Organbildung am gewöhnlichen Blatte in akropetaler Richtung ist dagegen nie ein Anzeichen zu spüren.

II. Stengel.

Stengelteile werden sehr oft als Stecklinge benutzt und so, in indirekter Weise, auf ihre Fähigkeit, neue Organe zu bilden, untersucht; in ähnlicher Weise dienten sie nicht selten zu wissenschaftlichen Untersuchungen. Dennoch kann man kaum sagen, daß unsere Kenntnis dieser Vorgänge eine sehr ausgedehnte sei, weil eigentlich doch nur sehr wenige Arten gründlich untersucht wurden, viel weniger, als es mit den Blättern der Fall war.

Wie bei letzteren, so muß auch bei Verwendung von Stengelteilen erstens damit gerechnet werden, ob sie schon von vornherein Knospen- oder Wurzelanlagen führen; zweitens ist hier die Kallusbildung von hervorragender Bedeutung, weil dieser zu bestimmter Organbildung befähigt sein kann, wenn diese den Stengelteilen selber abgeht; drittens muß hier das eventuelle Vorkommen von „Knospenkernen“ in Betracht gezogen werden, weil auch diese, in bestimmten Fällen, das allgemeine Bild in hohem Maße trüben können.

Wir wollen jetzt zuerst die Wurzelbildung an Stecklingen besprechen, dann das Verhalten der Knospen, weiter den Kallus und schließlich den Einfluß der Schwerkraft auf das Verhalten der Zweigstücke.

Wurzelbildung. Die Fähigkeit, Wurzeln an Zweigstücken zu bilden, ist eine wichtige Eigenschaft in der Natur, zumal aber auch in der gärtnerischen Praxis, weil das Gelingen verschiedener Vermehrungsweisen doch eigentlich nur auf dieser Wurzelbildung beruht, wie das bei Stecklingen, Ablegern sowie beim Marcottieren der Fall ist; die größere oder geringere Leichtigkeit, mit der die Pflanze Wurzeln hervorbringt, ist maßgebend bei deren Wahl; schließlich hängt dieses Verhalten engstens mit den erblichen Eigenschaften zusammen.

Die Wurzeln können entweder aus schon vorhandenen Anlagen hervorgeben oder auch gänzlich neu gebildet werden, im Stengelgewebe oder im Kallus.

Die Wurzelanlagen im Stengel befinden sich meistens in der Umgebung der Knospen, also bei den Knoten, und in bestimmter Weise verteilt; sie können aber ebenfalls an den Internodien, und zwar dann in regelloser Stellung, angetroffen werden, doch hängt dies alles mit der Art der Pflanze zusammen. Die aus ihnen hervorgehenden Wurzeln sind also an für jede Art bestimmte Stellen gebunden, während die Lage der neugebildeten Wurzeln ausschließlich von physiologischen Verhältnissen bedingt wird.

Die Anlagen werden schon sehr früh gebildet und wachsen langsam weiter, dabei meistens völlig in der Rinde verborgen bleibend; verschiedene Reize können sie dann zum Auswachsen bringen, doch geht ihre Entwicklungsfähigkeit im Laufe der Zeit allmählich zurück, so daß sie dann nicht mehr so allgemein oder so schnell auf die üblichen Reize reagieren.

Große Feuchtigkeit der Rinde allein kann schon zum Auswachsen genügen, und hierauf beruht eben die Anwendung von Ablegern und das Marcottieren, wenn dabei auch, der Sicherheit des Gelingens wegen, ihr Einfluß vielfach noch durch das Anbringen einer größeren Querwunde unterstützt wird.

Neubildung von Wurzeln findet dagegen erst nach erheblicher Verwundung statt, und zwar nur bei quergestellten oder schiefen Wunden, d. h. also nur dann, wenn der Ernährungsstrom in genügender Weise von ihnen gestört wird; stets treten sie dann in kurzer Entfernung oberhalb dieser Wunden auf. Längswunden sind unwirksam.

Wenn an einem Zweigstück Wurzelanlagen vorhanden sind und außerdem neue Wurzeln sich bilden, wie z. B. bei Salix-Arten welche so eingehend von Vöchting untersucht wurden, so erkennt man eine deutliche Wechselwirkung zwischen den beiden: Liegt die untere Schnittfläche des Stecklings nicht weit unterhalb eines Knotens, so brechen

schon nach einigen Tagen die zu ihm gehörenden Anlagen aus der Rinde hervor, während etwa zu gleicher Zeit neue Wurzeln rundherum dicht über der Schnittfläche zum Vorschein kommen; ist die Distanz dagegen eine größere, so sind es nur die neuen Wurzeln am Wundrande, welche sich entwickeln, während die Anlagen in Ruhe bleiben.

Die Erklärung dieser Erscheinung läßt sich aus den Ernährungsverhältnissen ohne weiteres ableiten: weil alle die Wurzeln, ob neu angelegt oder aus Anlagen hervorgehend, in unmittelbarer Verbindung mit dem Kambialgewebe stehen und in diesem die basipetale Impulsion die Nährstoffe hinuntertreibt, so entwickeln sich die neuen Wurzeln hart am unteren Wundrande und können sich die dort vorhandenen Anlagen ebenfalls eines Teils dieser Substanzen bemächtigen; liegen die Anlagen dagegen in größerer Entfernung, so muß ihre Anziehung auf die Nahrung bei der Wunde effektlos bleiben, weil alles an ihnen vorbeigeht und weiter hinunter geschafft wird. Es ist nämlich anzunehmen, daß die Entwicklung der Wurzeln am Wundrande tatsächlich nicht nur auf Kosten der zur Stelle vorhandenen Nährstoffe geschieht, sondern daß vielmehr reichliche Zufuhr dazu außerdem und selbst an erster Stelle erforderlich ist; denn, wie Vöchting zeigte, kommen die neuen Wurzeln, wenn kurz oberhalb des unteren Wundrandes ein Ringschnitt gemacht wird, nur oberhalb des Ringschnittes zum Vorschein.

Die beschriebenen Erscheinungen treten jedoch nur auf, wenn die Versuche im Frühsommer angestellt werden; gegen August bemerkt man dagegen, daß die Wurzelanlagen sich stärker entwickeln, während die neugebildeten mehr und mehr im Hintergrund bleiben und sich schließlich gar nicht mehr entwickeln. Vielleicht hat dieses seine Ursache in dem Umstande, daß schon um diese Zeit das Dickenwachstum des Zweiges stark herabgesetzt ist wegen des gesteigerten Rindendruckes, wodurch die enger gewordenen Elemente einen nur schwachen Nahrungsstrom fortleiten können, und so die neuen Wurzeln, deren Ernährung also am meisten von diesem Strom abhängt, in ihrer Ausbildung gehemmt werden. Die Wurzelanlagen, inmitten des reservestoffführenden Parenchyms gelegen, wären dann in der Lage, den ganzen Vorrat für sich allein zu benutzen.

Es scheint diese Betrachtungsweise noch durch eine weitere Bemerkung Vöchtings (I, S. 70) gestützt zu werden; so gibt er an, daß, während Heterocentron sonst auffallend kräftige Wurzeln aus der Basis der Stecklinge als Neubildungen treibt, solches nicht der Fall ist, wenn man nur kurze Zweigstücke wählt; erst nach 6—14 Tagen treten sie hervor und bleiben dann vielfach nur kurz, während die

ursprünglichen Anlagen bei den Knoten sich sofort ausbilden. Es können diese letzteren also zwar allein über den ganzen Vorrat in der Rinde verfügen, doch dagegen ist im kurzen Stengelstück die basipetale Impulsion eine so viel schwächere wie sonst, daß sie kaum und nur allmählich die Nährstoffe, welche am Wundrande zur Neubildung der Wurzeln erforderlich sind, herbeizuführen imstande ist.

So wie der Stich einer Blattlaus an der Blattspitze von Gnetum, wie oben (S. 266) erwähnt, einen neuen abnormalen Attraktionspunkt schuf, durch welchen dann die Bildung einer Adventivknospe (mittels Kallusbildung) zustande kam, so ruft in einem prinzipiell ähnlichem Falle ein Gallentier das Auswachsen von Adventivwurzeln an ungewöhnlicher Stelle hervor. Solches geschieht bei der Galle von Cecidomyia Poae, welche von Beijerinck (I) untersucht wurde; hier besteht sogar die ganze Galle aus kaum etwas Anderem als aus jenen Wurzeln. Auch hier hat somit das Erwecken eines neuen Anziehungspunktes für Nährstoffe durch äußere Umstände eine ausgiebige Ausbildung normaler Organe (und hier zwar ohne Vermittlung von Kallus) zur Folge.

Knospen an Stecklingen. Die Verhältnisse der Knospen bei Stecklingen sind viel einfacher als die der Wurzeln, weil die ersteren kaum je neu gebildet werden, so daß meistens nur das Auswachsen schon vorhandener Knospen zu berücksichtigen ist.

Nur bei sogenannten „Knospenkernen", und bisweilen bei Kallus, kommt Neubildung von Knospen vor; diese Fälle werden für sich betrachtet werden.

Am Stecklinge sind die Achselknospen fast stets von sehr ungleicher Größe und Stärke, ein Umstand, welcher bei der Erklärung der hier erwähnten Vorgänge sehr zu beachten ist.

Die kräftigeren können mehr Nahrung zu sich heranziehen und lassen so für die schwächeren weniger übrig, so daß diese öfters aus doppelter Ursache nur ein kümmerliches Wachstum zeigen, und so der Unterschied zwischen den neuen Zweigen noch größer wird als der zwischen den Knospen, aus denen sie hervorgegangen sind.

Der allgemeinen Regel nach ist bei Zweigen, welche sich in senkrechter oder wenig schiefer Lage entwickelt haben, die Endknospe am kräftigsten, die nächst angrenzenden sind dagegen meistens besonders schwach; die folgenden nehmen dann wieder an Stärke zu, ohne je die der Endknospe zu erreichen; gegen die Basis des Zweiges hin werden sie wieder schwächer.

Dieser Unterschied mag damit in Verbindung stehen, daß die kräftigsten Knospen diejenigen sind, welche während der üppigsten

Ernährung, im Sommer, entstanden sind (in der Mitte des Zweiges), sowie diejenige, deren Achse eine senkrechte oder nahezu senkrechte Stellung hatte (Endknospe).

Es ist daher kaum möglich, Stecklinge von der erforderlichen Länge so zu wählen, daß sie von unter sich völlig gleich starken Knospen besetzt sind, und Vöchting hat daher bei seinen Versuchen immer in hohem Maße diesem Umstande Rechnung getragen, wie er ausdrücklich hervorhebt (I, S. 25). Dennoch konnte er aus seinen sehr zahlreichen Versuchen nur den Schluß ziehen, daß es meist die apikalen Triebe sind, welche am stärksten wachsen (S. 33).

Um die Bedeutung dieses seines Ergebnisses richtig zu würdigen, müssen wir jedoch seinen Standpunkt in der ganzen Frage berücksichtigen.

Durch seine Versuche hatte Vöchting in unzweideutigster Weise das Bestehen einer Basalkraft, welche zumal die Bildung der Adventivwurzeln beherrscht, bewiesen, und damit war also das Bestehen eines basalen Poles festgestellt.

Diese Ausbildung ganz bestimmter Organe, immer ganz nahe am unteren Ende des Pflanzenteiles, hatte den Vergleich mit einem Magneten aufkommen lassen, und so war es für ihn fast selbstverständlich geworden, daß es auch eine Apikalkraft und einen apikalen Pol geben müsse.

Wie sehr er sozusagen unter dem Einfluß dieses Vergleiches stand, geht wohl aus dem Satze „wo eine Basis, da sei auch naturgemäß eine Spitze“ (I, S. 79) hervor, allein er war ein zu gewissenhafter Forscher, um es dabei bewenden zu lassen, und so kam es ihm sehr darauf an, das Vorkommen eines apikalen Poles nun auch experimentell nachzuweisen.

Diesen Beweis hoffte er nun in dem Verhalten der Knospen zu finden; hier war das Ergebnis jedoch nicht so ganz befriedigend, denn erstens bildeten sich an der oberen Schnittfläche des Stecklings nie neue Knospen aus, und zweitens waren es nicht immer, sondern nur meist die apikalen Triebe, welche kräftiger auswuchsen.

Diese Versuche zeigen also, daß, wenn es überhaupt eine Apikalkraft gäbe, welche die Knospenbildung für sich allein bedinge, diese doch allenfalls eine viel weniger dominierende sein müßte wie die Basalkraft; diese bildet doch nicht nur Wurzeln gänzlich neu, sondern läßt sie außerdem stets ganz nahe an der unteren Schnittfläche entstehen, und dies geschieht bisweilen sogar unter Umständen, in welchen

ihre Ausbildung eigentlich gänzlich nutzlos ist, wie bei Blättern und Indernodialstücken, die keine Knospen hervorbringen.

Daß zumal in Zweigstücken keine spezielle Kraft vorhanden ist, welche für sich die Nährstoffe stets emporzutreiben bemüht ist (ähnlich wie die Basalkraft sie anerkanntermaßen immer hinunterschafft), geht auch noch aus der allbekannten Erscheinung hervor, daß ein oberhalb der höchsten Achselknospen stehengebliebenes Internodialstück stets abstirbt, während ein solches Stück unterhalb der untersten Knospe gerade zum Sitz kräftigster Organbildung wird.

Oben stirbt der Steckling somit bis zum höchstgelegenen Attraktionspunkte der Nährstoffe (Knospe) ab; an der der Knospe gegenüberliegenden Seite geht das Absterben selbst noch eine geringe Strecke weiter, weil dort die Anziehungskraft naturgemäß schwächer ist als in der unmittelbaren Nähe der Ansatzstelle, und so sieht man dann auch immer, daß der abgestorbene Teil vom lebendig gebliebenen durch eine schief hinablaufende Linie getrennt ist.

Das Versuchsergebnis Vöchtings, daß es doch immer noch meistens die apikal gestellten Knospen sind, welche am kräftigsten auswachsen, erfordert dessen ungeachtet noch eine Besprechung, und zwar schon deshalb, weil unbestritten das Hauptergebnis doch darauf hinausläuft, daß die untere Hälfte des Stecklings hauptsächlich Wurzeln und kaum Triebe macht, während an der oberen Hälfte dagegen nur Triebe auswachsen — ein Gegensatz, der jedenfalls groß und auffällig genug ist und eine allgemeine Erklärung verlangt.

Bis jetzt wurde dieser Gegensatz wohl nur der Wirkung der Basal- und Apikalkräfte zugeschrieben, doch meine ich, daß die Distribution der Nährstoffe allein schon hier eine andere, von letzterer gänzlich unabhängige, Erklärung beibringen kann.

Wenn eine ruhende Knospe anfängt auszutreiben, so ist sie bei ihrer Ernährung zuerst ausschließlich auf die in ihr selber und in ihrer nächsten Umgebung vorhandenen Substanzen angewiesen: wenn daher an einem Stecklinge alle Knospen gleich stark wären, so würden viele gleich starke Triebe entstehen.

Bei der Wurzelbildung verhält sich die Sache aber anders: die basipetale Impulsion treibt alle die im Kambialgewebe vorhandenen Nährstoffe dem am meist basalen Punkte zu, so daß sie an der Basis, aber auch nur dort, die Wurzelbildung, welche doch auch von diesem Gewebe ausgeht, begünstigt und außerdem die benachbarten Anlagen zur Entwicklung anregt.

So wird an der Basis die Wurzelbildung stark begünstigt, während die benachbarte Knospe, welche mit dem Kambium in viel weniger direkter Verbindung steht und daher auf sich selber angewiesen ist, kaum Veränderung zeigen kann; außerdem aber werden die Wurzeln durch ihr kräftiges Wachstum nun auch in ihrer Nähe in der Rinde befindliche Substanzen, welche sonst von der Knospe ausgenutzt werden würden, ebenfalls an sich ziehen, und so werden die Wurzeln noch kräftiger und die Knospen noch schwächer ernährt, so schwach, daß sie oft kaum einen Anfang von Entwicklung zeigen; das geförderte Wachstum der Wurzeln wirkt eben dadurch hemmend auf das der Knospe ein.

Oben am Steckling, wo neue Wurzeln nie auftreten und die Wurzelanlagen, falls sie vorhanden sind, nicht extra ernährt werden können durch den Nährstoffstrom, sind dagegen die Knospen die stärkeren; sie ziehen den ganzen Vorrat zu sich und entwickeln sich allein. Wo keine Wurzelanlagen vorhanden sind, tritt selbstverständlich das gleiche ein, weil der Knospe jeder Mitbewerber fehlt.

Stets wachsen die Knospen erheblich später aus als die Wurzeln, teils wohl weil sie auf sich selbst angewiesen sind und keine Extranahrung zugeführt bekommen.

Nach dieser Auffassung wäre somit das Auswachsen der Knospen allein am apikalen Ende des Stecklings überhaupt nur der Konkurrenz, nicht einer Polarität, einer Apikalkraft, zuzuschreiben.

Dieses allgemeine Bild der Knospenentwicklung an Stecklingen kann unter besonderen Umständen getrübt werden, nämlich wenn sogenannte „Knospenkerne“ (Beijerinck, II, S. 103) vorkommen.

Die Tatsache, auf welche dieser Begriff sich stützt, wurde zuerst von Vöchting beschrieben (I, S. 49): wenn, bei Salix, die ganze Blattachsel weggeschnitten wird, so daß sicher keine Anlage irgendeiner normalen, exogenen Knospe mehr dort vorhanden ist, so entstehen dennoch nach einiger Zeit häufig neue Adventivknospen, welche stets aus der Narbe der Blattachseln hervorgehen; an den Indernodien treten sie unter ähnlichen Umständen niemals auf.

Sind an einem Stecklinge in solcher Weise alle Knospen entfernt, so entstehen die neuen entweder gleichzeitig an allen jenen Orten, oder sie entwickeln sich einenfalls lediglich bei der Spitze, anderenfalls lediglich an der Basis. Von einer Beeinflussung durch Polarität ist dabei also nie eine Andeutung vorhanden.

Diese Knospen entstehen dabei endogen und stets unter der Blattachsel, so daß diese offenbar einen, durch Verletzung hervorgerufenen Herd für die Erzeugung endogener Sprosse darstellt.

Es war Beijerinck (II, S. 103), welcher diese Vorgänge später bei Salix amygdalina, bei Cytisus Adami und bei Kartoffeln untersuchte, und der jene Stellen mit dem Namen „Knospenkerne" belegte.

Bei Cytisus sah er die Knospen an älteren Stämmchen, gewöhnlich in Mehrzahl, rings um den Holzzylinder der entfernten Seitenknospe hervortreten. An anderen, ebenfalls verwundeten Stellen der Rinde traten solche Adventivknospen nie auf, so daß sie nicht einfach als Kallusknospen gedeutet werden können.

Bei gewissen Pflanzen besitzen also die verwundeten Gefäßbündel eine spezifische Befähigung, neue Organe hervorzubringen, doch bilden sie nur Knospen (niemals Wurzeln) und nur in nächster Nähe der Aussatzstelle von völlig entfernten Achselknospen.

In der Literatur finden sich noch zwei Angaben, Neubildung von Knospen betreffend, welche zuvor befremdend schienen, doch durch den Begriff der Knospenkerne eine befriedigende Erklärung erhalten.

So beschrieb Winkler (II, S. 48) einen Fall bei Stecklingen von Peperomia, wo an der oberen Schnittfläche des Stengels aus den verwundeten Gefäßbündeln je ein Sproß hervortrat. Das so sehr Abweichende bei diesem Verhalten liegt erstens darin, daß hier das, wohl einzige bekannte, Beispiel von Knospenneubildung am apikalen Ende eines gesteckten Sprosses vorliegt, ein Beispiel, nach welchem Vöchting, stets und vergebens gesucht hatte, und zweitens darin, daß hier die Knospe aus dem Gefäßbündel hervorging. Nach der Untersuchung Beinlings (I, S. 44) bei der nämlichen Gattung wäre dagegen die Bildung aus dem Parenchym zu erwarten, da an der Basis abgeschnittener Blätter die Knospen doch aus dem Parenchym entstehen. Dadurch, daß gerade die Gefäßbündel die Knospen hervorbrachten, wird der Gedanke erweckt, daß hier etwas Ähnliches wie bei den Knospenkernen stattgefunden hat. Eine genaue Nachuntersuchung wäre hier gewiß sehr erwünscht.

Der zweite Fall ist der von Goebel (IV, S. 398) beschriebene, in welchem an halbierten Knollen von Corydalis solida eine neue Knospe sich immer aus dem Gefäßbündel heraus entwickelte, sowohl wenn die Knolle quer, als wenn sie der Länge nach durchgeschnitten wurde.

Gerade dieser letztere Umstand würde anzeigen, daß hier irgendeine Beziehung zur Polarität nicht vorlag, trotz des äußerlichen Verhaltens der unteren Hälfte der quergeschnittenen Knolle (l. c. Fig. 3, S. 398).

Kallus. Kallus tritt nur, obwohl bei weitem nicht immer, als Folge von Verletzungen auf; er wirkt dabei als Anziehungspunkt auf

Nährstoffe, was z. B. daraus hervorgeht, daß eine kräftige Entwicklung von Sprossen in der Nähe der Verletzungen die Kallusbildung sehr beeinträchtigt, ohne sie jedoch gänzlich verhindern zu können. Bei den höheren Pflanzen kann der Kallus von verschiedenen Geweben gebildet werden, doch nimmt das Kambialgewebe, falls auch dieses verletzt wurde, daran am ehesten und am üppigsten teil. Anfangs bildet sich eine nur aus dünnwandigen, parenchymatischen Zellen bestehende Masse von unregelmäßiger Form, in welcher nachher anatomische und morphologische Differenzierungen auftreten können.

Die anatomische Veränderung beruht vielfach auf dem Auftreten einer Kambialschicht, als Fortsetzung des verletzten Kambiums, welche dann hauptsächlich kurzfaseriges Holz bildet, während bei morphologischer Differenzierung vielfach Wurzeln und Knospen (letztere mehr oder weniger exogen) entstehen.

Verhalten die verschiedenen Pflanzen sich demnach schon in Beziehung zur Kallusbildung überhaupt sehr verschieden, so ist sie auch bei derselben Pflanze nichts weniger als konstant, weil sie z. B. durch äußere Einflüsse leicht unterdrückt werden kann: nur wenn an einem Steckling beide Wundflächen vollkommen den nämlichen Umständen ausgesetzt sind, tritt der Kallus beiderseitig auf, wie Tittmann und Simon gezeigt haben, sonst aber nur an einer der beiden Wunden. Simon weist weiter darauf hin, daß an Stecklingen der Basal-Kallus von dem Apikal-Kallus sich unterscheidet und sich, ihm gegenüber, im Vorteil befindet; ersterer hat eine mehr regelmäßige Gestalt, ist auch regelmäßiger gebaut und entwickelt schon frühzeitig ein Kambium; der Einfluß des absteigenden Stromes ist dabei wohl unverkennbar.

Auch in der Organbildung am Kallus verhalten sich die Pflanzenarten äußerst verschieden, und davon hängt es somit an erster Stelle ab, ob überhaupt Knospen und Wurzeln auftreten. Verhältnismäßig kommt Knospenbildung am Kallus unbedingt am häufigsten vor, sowohl am apikalen als auch am basalen Ende, während Wurzelbildung sehr viel seltener ist. Letztere findet am apikalen Kallus dagegen niemals statt.

Hieraus geht hervor, daß die Knospenbildung am Kallus nicht dem unmittelbaren Einfluß der Polarität unterworfen sein kann, so daß also umgekehrt auch aus dem Auftreten von Kallusknospen nicht auf die polaren Eigenschaften eines Organes geschlossen werden darf. Was die Wurzelbildung anbetrifft, sagt Simon dagegen ausdrücklich, daß das Bestehen einer Polarität bezüglich der Wurzelproduktion sich stets einwandfrei nachweisen läßt (S. 405).

Einfluß der Schwerkraft. Daß die Schwerkraft einen erheblichen Einfluß auf die Organbildung an Stecklingen ausübt, wurde ebenfalls schon von Vöchting aus Versuchen mit verkehrt aufgehängten Stengelstücken abgeleitet; ein ganzer Abschnitt wird weiter diesem Einfluß gewidmet (I, S. 164—193).

Was die Wurzelbildung anbetrifft, zeigte sich das auffallende Verhalten (vgl. I, S. 29, Fig. 4 für Salix und Taf. II, Fig. 8 für Heterocentron), daß zwar die Wurzeln am basalen Ende kräftig auswuchsen, daß aber auch die mehr apikalen sich ausbildeten, selbst bis nahe an der Spitze, obwohl immer schwächer und kleiner bleibend.

Daß dieses Verhalten ohne weiteres den Einfluß der Schwerkraft demonstriert, ist unbestreitbar.

Es möge an dieser Stelle daran erinnert werden, daß verkehrt aufgehängte „Blätter" von Caulerpa sich in vollkommen ähnlicher Weise verhielten (Janse, I, S. 411): auch bei diesen traten alsbald nach dem Abtrennen die üblichen Rhizoiden nahe an der basalen Schnittstelle hervor, doch nach und nach erschienen die Rhizoiden an immer weiter von der Basis entfernten Stellen. Bei längeren Blättern können sie schließlich an der oberen Blatthälfte zum Vorschein treten, während es bei kürzeren selbst so weit kommen kann, daß sie aus dem oberen Blattrande hervorsprossen (l. c. Taf. X, Fig. 17), an einer Stelle also, wo sonst unter keinen Umständen je Neubildungen auftreten.

Die Entwicklung der Sprosse an verkehrt aufgehängten Stecklingen zeigt sich dagegen weniger von der Schwerkraft beeinflußt, abgesehen von der negativ-geotropischen Krümmung der Sprosse.

Dennoch ist nicht zu verkennen, z. B. in der erwähnten Fig. 4 bei Vöchting, daß die organisch oberen weniger stark ausgetrieben waren wie sonst, die unteren dagegen etwas mehr; auch hier muß der Streit um die Nährsubstanzen einen wichtigen Einfluß ausgeübt haben, weil gerade unten die Wurzeln sich weniger entwickelten als sonst so daß dort den Knospen die Verfügung über einige Nahrung gelassen wurde, während oben selbst die einzelnen, schwächer auswachsenden Wurzeln den Knospen offenbar einen Teil der notwendigen Substanzen entzogen, so daß diese kleiner bleiben mußten wie sonst.

Um dem Problem vom Einfluß innerer und äußerer Kräfte auf die Entwicklung der Pflanzen näher zu treten, hat Vöchting später auch das Verhalten von Knospen am Baume selber untersucht, und auch dabei schien ihm die Schwerkraft eine Rolle zu spielen.

Diese Versuche und ihre Erklärung sollen hier etwas näher besprochen werden.

Im zweiten Teile seiner „Organbildung" widmet er, im Anschluß an die im ersten Teile erworbenen Ergebnisse an abgeschnittenen Zweigen, einen Abschnitt dem Auswachsen der Knospen an im Frühjahr in geneigter oder gekrümmter Lage befestigten Langzweigen (II, S. 40—67).

Kurz zusammengefaßt, lieferten die Versuche folgendes:

1. An schief aufwärts gestellten, geraden Zweigen trieben vorwiegend die Knospen an der Oberseite aus, und zwar desto mehr, je mehr ihre Lage sich der wagrechten näherte; nur an der Spitze entwickelten sich alle Knospen ringsherum (II, S. 41).

2. An abwärts geneigten Zweigen nahm die Bevorzugung der Oberseite immer mehr ab, je größer die Neigung des Zweiges war, und es entwickelten sich dann Knospen an der Spitze, aber auch in den Mittelpartien und selbst in der basalen Region. Wurden diese beiden Versuchsreihen mit Zweigen, welche schon junge Triebe trugen, angestellt, so verhielten diese sich nicht anders wie die Knospen.

3. In mehr oder weniger scharfem Bogen abwärts gekrümmte Zweige zeigten stets eine kräftige Förderung der oberen Knospen, welche vor der Biegung standen, während die an der Unterseite, sowie die hinter der Biegung, kaum Veränderung zeigten.

Alle jene Versuche wurden mit Salix-Zweigen angestellt.

Pirus gab ein scheinbar etwas abweichendes, aber doch prinzipiell ähnliches Bild; der Unterschied bestand nur darin, daß stets die im Wachstum geförderten Knospen zu Langtrieben (Blattzweigen), die im Wachstum gehemmten dagegen zu Kurztrieben (Blühzweigen) wurden. Kurztriebe, oben und auf der Krümmung, wurden zu Langtrieben, die Spitze des Langtriebes ging dagegen in einen Kurztrieb über.

Die Erklärung aller dieser Ergebnisse suchte Vöchting in dem Zusammenwirken einer inneren Kraft, der apikalen Polarität, und in der Schwerkraft; erstere würde das Austreiben der Knospen an der morphologischen Zweigspitze fördern, die zweite das der Knospen an der oberen Seite eines schief gewachsenen Zweiges.

Das Vorhandensein der Apikalkraft meinte er nun durch seine erwähnten Versuche mit Stecklingen bewiesen zu haben, doch weil ihre Ergebnisse, wie wir oben (S. 275) zeigten, sich aus den Ernährungsverhältnissen besser und vollständiger erklären ließen und daher die Annahme einer solchen Kraft dadurch überflüssig wurde, so wäre jetzt zu erwägen, ob ihre Heranziehung zur Erklärung auch hier umgangen werden kann.

Es will mir scheinen, daß dieses wirklich der Fall ist, und zwar weil die Schwerkraft für sich schon genügen würde, alle soeben angedeuteten Erscheinungen zu erklären, wobei ihre Einwirkung dann aber in ganz anderer Weise, wie Vöchting es tat, aufgefaßt werden müßte.

Vor einiger Zeit habe ich versucht die Auffassung zu begründen (Janse IV, V), daß das normale, gerade Wachstum von Stengeln, Wurzeln usw. nicht eine Lebensverrichtung für sich darstellt, sondern daß sie stets durch einen Reiz und speziell durch Vermittlung der Schwerkraft hervorgerufen wird; dieser Reiz würde in diesen Pflanzenteilen ein allseitiges, gleich starkes Wachstum einleiten, so daß sie in gerader Richtung weiterwachsen.

Wenn man nun demnach annimmt, daß eine Knospe oder Sproß um so kräftiger wächst, je steiler ihre Achse aufgerichtet ist, so folgt daraus die Erklärung der erwähnten Versuchsergebnisse eigentlich schon von selbst.

Man braucht sich dazu nur klar zu machen, daß in jedem einzelnen der beschriebenen Versuche gerade diejenigen Knospen oder Triebe am kräftigsten auswuchsen, welche durch die Versuchsanstellung in eine steiler emporgerichtete Lage gerieten.

So befinden z. B. an den wagrecht gestellten Zweigen die Knospen an der Oberseite sich in günstigeren Verhältnissen als die an der Unterseite, und entwickeln sie sich, außerhalb ringsherum an der Spitze, „fast nur noch auf der oberen Längshälfte des Zweiges bis zu verschieden weiter Entfernung vom Scheitel aus".

Daß mehrere Knospen über die ganze Oberseite verteilt austreiben, deutet auch schon darauf hin, daß eine Apikalkraft hierbei nicht im Spiele sein kann, denn daß an der Spitze einige Knospen sich ringsherum entwickelten, kommt dagegen wohl nur daher, daß sie schon früh im Frühjahr einen Anfang von Wachstum zeigen, bevor es von außen auffallend sichtbar ist, und daß sie daher beim Beginn des Versuches den niedriger stehenden, ruhenden Knospen gegenüber im Vorteil sind.

Daher entwickeln sich auch am geraden, senkrecht abwärts gerichteten Zweige alle Knospen ringsherum, weil alle in gleicher, ungünstiger, Lage verweilen.

Daher sind auch am abgebogenen Zweige ausschließlich die Knospen, welche auf und zumal vor der Biegung stehen, im Vorteil allen sonstigen gegenüber, weil nur diese in eine fast senkrecht emporstehende Stellung geraten sind.

Bei Pirus dagegen waren es die Kurztriebe auf, nicht vor der Biegung, welche zu Langtrieben wurden; das ist begreiflich, weil diese

Kurztriebe annähernd senkrecht, nicht schief wie die Knospen, zur Hauptachse gestellt sind, und es so nur die auf der Biegung stehenden waren, welche in die senkrechte Stellung gerieten.

Daß die austreibenden Knospen den schwächeren auch wieder die Nahrung entziehen, und sie so aus doppelter Ursache zur Ruhe zwingen, soll hierbei ebenfalls in Betracht gezogen werden.

Die lokale Förderung der Knospenentwicklung durch die Schwerkraft und der Wettbewerb um die vorhandenen Nährsubstanzen wären somit die einzigen Umstände, welche bei der Deutung der Erscheinungen zu berücksichtigen sind. Eine einfachere Erklärung wäre wohl kaum denkbar; außerdem macht auch sie die Annahme einer weiteren Kraft, wie die Apikalkraft, vollständig überflüssig.

Wenn dagegen, wie Vöchting vermutete, die Schwerkraft dahin wirkte, daß stets die höchstgestellten Knospen an der Mutterachse zuerst und am kräftigsten austrieben, so müßten doch z. B. am abgebogenen Zweige nicht nur die Knospen an der Oberseite, sondern auch solche an der Unterseite austreiben, weil doch gleich hochgestellte sich auch an der Unterseite vorfinden; diese bleiben aber immer in Ruhe.

Daß bei den verschiedensten Pflanzen die senkrechte Stellung von Knospe oder Zweig fördernd auf ihre Entwicklung einwirkt, ist außerdem eine altbekannte Erfahrung der Praxis.

Inwieweit solches auch bei den verschiedensten Knospen einer bestimmten Pflanze der Fall ist, habe ich außerdem durch Versuche feststellen wollen.

In einem Hackholzbestand von Erlen wählte ich eine Anzahl sehr kräftige Pflanzen mit genau senkrecht gewachsenen, zweijährigen Zweigen aus, welche oben also Knospen, unten einjährige Triebe führten. Diese Zweige wurden nun mittels Bindfaden so übergebogen, daß an jedem Zweige jedesmal eine bestimmte Knospe in genau senkrechte Stellung geriet; ursprünglich war solches doch nur mit der Endknopse der Hauptachse der Fall.

Der erste Zweig blieb also unverändert senkrecht stehen, am zweiten war es die unter der Endknospe liegende, meist schwache Knospe, welche in senkrechte Richtung gebracht wurde; am dritten war es die zweite Seitenknospe usw. bis zur neunten Knospe. Außerdem geschah dasselbe, immer jedoch an einem anderen Hauptzweige, mit der Endknospe und mit der zweiten, dritten und vierten Knospe eines einjährigen Seitentriebes ähnlicher Hauptzweige.

Für jeden von diesen verschiedenen Fällen wurden je drei Zweige in gleicher Weise behandelt; Mitte Juli wurden sie abgeschnitten und untersucht.

Eine ins einzelne gehende Beschreibung vom Verhalten eines jeden Zweiges kann hier unterlassen werden, weil das allgemeine Ergebnis ein so deutliches und einförmiges Bild ergab: Aus jeder einzelnen der senkrecht gestellten Knospen entwickelte sich ein deutlich kräftigerer Sproß, als es in der normalen Stellung würde geschehen sein.

Selbstverständlich war das Ergebnis nicht stets so, daß gerade aus dieser Knospe der überhaupt kräftigste Trieb des ganzen Systems sich bildete, doch war dieses auch nicht zu erwarten, weil die anfängliche Stärke der Knospe sowie der in der Nähe vorhandene Nahrungsvorrat und auch die Konkurrenz benachbarter Knospen dabei ebenfalls eine maßgebende Rolle spielten.

Weil diese Versuche im Grunde doch genau dieselben sind, wie die, welche Vöchting anstellte — nämlich Abbiegen der Zweige ohne jegliche Verstümmelung —, so kann an der Richtigkeit unserer Deutungen um so weniger gezweifelt werden.

Vöchting hat auch noch Versuche mit horizontal gelegten Stecklingen ausgeführt (I, S. 176). Abgesehen von dem Umstande, daß diese, obwohl aufs sorgfältigste ausgesucht, wiederum unter sich in Einzelheiten verschiedene Abweichungen zeigten, so war doch ihr allgemeines Verhalten ein prinzipiell gleichartiges. In der Wurzelbildung trat stets die übliche, hier zwar mehr oder weniger ausgesprochene Bevorzugung der Basis hervor, doch wurden die Wurzeln auch in größerer Entfernung davon zum Vorschein gebracht; dabei war aber die jeweilig unten liegende Seite stets die mehr oder weniger bevorzugte. Als Ursache dieses Verhaltens könnte wohl neben der relativ großen Feuchtigkeit, bei welcher diese Versuche vorgenommen wurden und welche an der Unterseite wohl die größere war, auch hier ein unmittelbarer Einfluß der Schwerkraft angenommen werden, nämlich in der Weise, daß sie, wie bei verkehrt gestellten Stecklingen, den Ort der Wurzelbildung auf die möglichst niedrige Stelle zu verlegen strebte.

Wenn nun hiermit dieser direkte Einfluß der Schwerkraft experimentell festgestellt ist, so müßte man auch annehmen, daß sie bei normal senkrecht gestellten Stecklingen ebenfalls irgendeinen Anteil an der Ausbildung der Wurzeln an der Basis hat, obwohl ihr Einfluß von der meist kräftigeren Wirkung des absteigenden Stromes gänzlich verdeckt wird.

Aus den obigen Betrachtungen über das Verhalten der Stengel wäre also der allgemeine Schluß zu ziehen, daß, wenn man die lokalen Einflüsse, welche das allgemeine Bild der Organbildung nach Verwundung trüben können, ausschaltet, alle sonstigen Erscheinungen, zumal auch solche, welche als Polarisationserscheinungen charakterisiert

werden, schon durch die basipetale Impulsion, durch die gegenseitige Konkurrenz der wachsenden Organe (Knospen und Wurzeln) bezüglich der vorhandenen Nährstoffe und durch die Einwirkung der Schwerkraft erklärt werden können. Die Annahme einer besonderen Apikalkraft hätte sich damit auch hier, wie bei den Blättern, als vollständig überflüssig erwiesen.

III. Wurzeln.

Unsere Kenntnis über die Ereignisse, welche bei der Verwundung von Wurzeln sich zeigen, darf, im allgemeinen genommen, ohne Zweifel kaum genügend genannt werden. Die Schwierigkeit, passendes Material zu beschaffen, und vielleicht auch die wenig befriedigenden Resultate, welche gewöhnlich erzielt werden, mögen eine eingehende Untersuchung kaum anregend gemacht haben. Außer mit den Wurzeln einzelner Bäume wurden eigentlich nur noch Versuche mit denen zweijähriger Pflanzen angestellt, und so ist die ganze Artenzahl der Versuchspflanzen eine äußerst geringe.

Vöchting war wiederum der erste, der auch den Wurzeln seine Aufmerksamkeit widmete (I, S. 85ff.). Nach ihm war es eigentlich nur Beijerinck (II), der sich eingehend mit diesen Pflanzenteilen beschäftigte; zwar war der Zweck seiner Untersuchungen nicht derselbe, doch sind die von ihm beobachteten Erscheinungen auch für unsere Fragestellung von großer Wichtigkeit.

Diejenige Organbildung, welche, wie wir oben bemerkten, an Blättern und Stengeln am häufigsten auftritt, nämlich die Ausbildung neuer Wurzeln an ihrem unteren Ende, tritt zwar auch an Wurzeln zutage, dennoch kommt sie an Wurzelausschnitten nur selten zum Vorschein.

Ganz allgemein findet solche Wurzelbildung jedoch statt, wenn von einer Wurzel am Baume der Spitzenteil entfernt wird: dann treten die neuen Wurzeln wieder, wie bei Stengeln und Blättern, dicht über der Wunde auf. Dieses Verhalten ist nicht nur aus Versuchen bekannt, vielmehr lehrt es auch die allgemeine gärtnerische Erfahrung: beim Umpflanzen werden doch die Wurzeln stets und oft ziemlich stark eingeschnitten, damit sie an der neuen Stelle in möglichst richtiger Lage in den Boden gelangen; wenn dieses nun nicht eine kräftige Neubildung von Wurzeln zur Folge hätte, würde das Umpflanzen nie gelingen können.

Auch wenn Wurzeln am Baume mit einem Ringschnitt versehen werden, kommen die neuen Wurzeln nur über dieser Wunde zum Vor-

schein. Die Wurzel verhält sich demnach unter diesen Umständen nicht anders wie Blatt- und Stengelstecklinge, wenn diese von der Mutterpflanze getrennt, weiter kultiviert werden.

Demgegenüber ist es jedoch auffallend, daß vom Mutterstock getrennte Wurzelstücke sich so sehr abweichend verhalten, weil Wurzelbildung dann überhaupt kaum mehr auftritt. Daß sie dann außerdem oft zahlreiche Knospen, zumal an der oberen Schnittfläche hervorgehen lassen, steigert noch den auffallenden Unterschied dem Verhalten der Stengelstecklinge gegenüber.

Wenn man nun annimmt, daß die soeben erwähnte Wurzelbildung, aus der Wurzel am Baum, von derselben Ursache wie bei Blättern und Stecklingen eingeleitet wird, d. h. von der Zuführung von Nährstoffen durch die basipetale Impulsion, so läßt sich das meist abweichende Verhalten der Wurzelstecklinge, wobei also die Bildung neuer Wurzeln ausbleibt, nur dadurch erklären, daß in diesen Stecklingen die Substanzen unterwegs von verschiedenen besonderen Anziehungspunkten dem Strom entzogen werden. Über diesen Punkt, nämlich das Vorkommen dergleichen Attraktionspunkte in großer Zahl, auch an älteren Wurzeln, hat nun die Arbeit Beijerincks uns eingehend belehrt. Weil diese bei Stengelteilen gänzlich fehlen, so erklärt sich hierdurch zu gleicher Zeit der erhebliche Unterschied, welcher zwischen Wurzel- und Stengelstecklingen besteht.

In der jungen Wurzel sind die Zellen des Perikambiums, welche vor jeder der Xylemreihen des radialen Gefäßbündels liegen, ganz besonders imstande, in Meristem einer jungen Nebenwurzel überzugehen. Alle die Zellen besitzen offenbar diese Fähigkeit, auch weil sie selbst noch nachträglich auswachsen können (Goebel, V, S. 165); daß aber dennoch die Nebenwurzeln normalerweise stets in gewissen Distanzen auftreten, dürfte wieder mit Konkurrenzverhältnissen zusammenhängen, weil jedes junge Meristem sofort als Anziehungszentrum wirkt, und das verfügbare Nahrungsmaterial zwischen ihnen verteilt werden muß.

Beijerinck hat nun aber weiter gezeigt, daß noch sehr lange nachher in älteren Wurzeln, selbst wenn sie schon sekundäres Dickenwachstum zeigen, diese Stellen oftmals als Herd von Neubildungen sich kennzeichnen und dann Knospen bilden, welche sich je nach Umständen mehr oder weniger kräftig entwickeln.

Diese sogenannten „normalen Wurzelknospen“ entstehen nur selten in den Außenschichten der primären Rinde, meistens dagegen aus der Oberfläche des Zentralzylinders oder in geringer Tiefe darunter und dann fast immer nach festen morphologischen Regeln. Sie können dabei

zwar in den Reihen der Nebenwurzeln auftreten, ohne jedoch in irgendeiner Weise mit ihnen in Verbindung zu stehen, oder es besteht zwar eine solche Verbindung, die aber wenig innig ist, oder schließlich, und dieses gilt als der Hauptfall der Stellung der Knospen: sie stehen rings um die Basis einer Seitenwurzel oder selbst auf derselben. Meistens sind sie als metamorphosierte Nebenwurzeln aufzufassen; eine Bevorzugung der Oberachseln (welche vielleicht dem Einfluß des absteigenden Stromes zugeschrieben werden könnte, weil dieser eben dort eine wenn auch schwache Stockung erleiden muß) ist sehr oft wahrnehmbar.

Schließlich können nicht nur Wurzelspitzen, wie bekannt, unmittelbar in Knospen übergeben, vielmehr kann solches auch bei Wurzelanlagen stattfinden (S. 111, 112).

Wenn man nun weiter in Betracht zieht, was auch aus den beigefügten Tafeln hervorgeht, daß die Zahl der Knospen, welche aus einer Wurzel zum Vorschein kommen, eine sehr große sein kann, und daß also die hinunterwandernden Nährstoffe unterwegs in hohem Maße in Anspruch genommen werden von Zellen, welche mit den stromleitenden Elementen in unmittelbarer Verbindung stehen, so ist es leicht verständlich, daß der Strom am unteren Ende des Stecklings so sehr abgeschwächt ankommt, daß er nicht mehr imstande ist, auch dort noch neue Organe resp. Wurzeln zu erzeugen. Dann wäre es aber auch nicht zulässig, eben aus dem Ausbleiben ihrer Entwicklung — also aus einer negativen Eigenschaft — den Schluß zu ziehen, daß der Wurzel eine Polarität, der des Stengels gleich und gleich gerichtet, abgeht, um so weniger als das viel mehr überzeugende, positive Verhalten von durchschnittenen Wurzeln, welche noch mit dem Baum in Verbindung stehen, einwandfrei beweist, daß sie im Gegenteil die Fähigkeit in gleichem Maße besitzen, wenn nur der Nährstoffstrom kräftig genug ist Organbildung hervorzurufen.

Kommen die Wurzelknospen nun auch an der unverwundeten Pflanze vor, an verwundeten Wurzeln treten dagegen öfters andere Neubildungen in den Vordergrund, welche dann aber stets mit Kalluswucherungen in Beziehung stehen.

Als Übergang zu diesen könnte vielleicht das Verhalten eines Blattstecklings von Camellia gelten (Janse, VI, S. 403); das Blatt war sehr lange (34 Monate) frisch und gesund geblieben und entwickelte schließlich einen beblätterten Sproß, welcher aus der, im ganzen 60 cm langen, Wurzel hervorkam, an einer Stelle, welche etwa 3 cm unterhalb der Blattstielbasis gelegen war. Diese Erscheinung war um so auffallender, weil bei Camellia weder normale Wurzeln noch gesteckte

Blätter sonst je Knospen bilden. Vielleicht könnte man dieses Verhalten daher so auffassen, daß die (sonst latente) Eigenschaft des Blattes, auch noch eine Knospe zu erzeugen, gewöhnlich nicht zur Geltung kommt, daß dieses aber schließlich dennoch stattfinden kann, wenn durch die basipetale Impulsion der Ort der Entwicklung an eine dazu günstigere Stelle, nämlich auf die neugebildete Wurzel verlegt wird.

Da die Kallusbildung im allgemeinen schon oben (S. 276) besprochen wurde, so kann auch, was die Wurzel betrifft, hier darauf verwiesen werden.

Kallus tritt bei Wurzelstecklingen sehr oft auf und bildet dann vielfach Knospen, ohne jedoch Wurzeln zu erzeugen. Dieses Auftreten der Knospen scheint nicht selten, z. B. an Stecklingen, auf den Kallus am oberen Ende beschränkt zu sein, doch kann man sie auch am unteren Ende entstehen lassen, wenn die Ausbildung am oberen Ende in irgendeiner Weise verhindert wird. Selbst wenn Kallus aus Längswunden hervorgegangen ist, können daraus Triebe entstehen, während Wurzelbildung durch Längswunden nie hervorgerufen wird.

Alle diese Beobachtungen beweisen, was schon Vöchting gleich anfangs bemerkte, daß die nächste Ursache für die Sproßbildung der Vernarbungsprozeß, die Kallusbildung ist, und weil nun der Kallus an jeder Stelle auftreten kann, zumal wo das Kambialgewebe verletzt ist, so finden die Knospen auch an jeder Stelle dazu die Gelegenheit.

Schließlich wäre hier noch auf eine Bemerkung Beijerincks (II, S. 117) hinzuweisen, wo er sagt, daß die Neigung zur Knospenbildung am Oberende der Wurzel am stärksten ist, daß sie sich auch noch ein wenig auf den Stamm ausdehnt, um aber dann schnell abzunehmen und zu verschwinden.

Aus diesen Besprechungen der für Wurzeln bekannten Tatsachen geht, trotz ihrer Kürze, wohl zur Genüge hervor, daß Wurzelschnitte sich kaum zu Regenerationsversuchen eignen, weil bei ihnen die Knospenbildung stets von nebensächlichen Ursachen hervorgerufen wird, und daß sie uns somit in keinerlei Weise über innere Dispositionen, speziell über die Polaritätsfrage, belehren kann. Dafür wäre dann also die Ausbildung neuer Wurzeln aus noch mit dem Stamme in Verbindungen stehenden Wurzelteilen allein maßgebend.

Diese Betrachtungen führen somit zum Schlusse, daß verschiedene Nebenumstände auf das Auftreten von Adventivbildungen einen Einfluß ausüben (erbliche Eigenschaften, Vorhandensein akzessorischer Meristeme, Schwerkraft), doch daß, wenn diese berücksichtigt werden, der Ort des

Auftretens jener Neubildungen ausschließlich dem unabhängigen absteigenden Nahrungsstrom, der basipetalen Impulsion, unterliegt, so daß diese dann die Erscheinungen der Polarität an der Basis hervorruft.

Weil dieses Ergebnis nun vollständig mit den bei Caulerpa gewonnenen Ansichten übereinstimmt, so muß wohl angenommen werden, daß jene Impulsion auch bei allen übrigen Pflanzen, soweit sie physiologisch hoch genug differenziert sind, eine ähnliche, gleich wichtige Rolle spielt.

Leiden, Juni 1924.

Literaturverzeichnis.

Beinling, E., 1878, Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von Peperomia. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 3, Heft 1, S. 25.

van Beusekom, J., 1907, Onderzoekingen en beschouwingen over endogene callusknoppen aan de bladtoppen van Gnetum Gnemon. Inaug.-Diss. Utrecht (auch: Proceed. Royal Society, Amsterdam 1907).

Beijerinck, W., I. 1885, Die Galle von Cecidomyia Poae an Poa nemoralis. Bot. Ztg., S. 306 (Verzamelde Geschriften, Dl. 1, S. 386).

Ders., II. 1886, Beobachtungen und Betrachtungen über Nebenwurzeln und Wurzelknospen. Natuurk. Verh. Kon. Akad. van Wet. Amsterdam, Dl. 25 (auch: Verz. Geschr., Dl. II, p. 7—122; die Seitenzahlen beziehen sich auf die originelle Abhandlung).

Goebel, K., I. 1902, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., Bd. 22, S. 385.

Ders., II. 1903, Weitere Studien über Regeneration. Flora, Bd. 92, S. 132.

Ders., III. 1904, Regeneration bei Utricularia. Flora, Bd. 93, S. 98.

Ders., IV. 1905, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora, Ergänz.-Bd. 95, S. 384.

Ders., V. 1908, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig.

Ders., VI, 1908, Brutknospenbildung bei Drosera pygmaea und einigen Monocotylen. Flora, Bd. 98, S. 324, 401.

Janse, J. M., I. 1906, Über Polarität und Organbildung bei Caulerpa prolifera. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, S. 394.

Ders., II. 1914, Les sections annulaires de l'écorce et le suc descendant. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, T. 28, p. 1.

Ders., III. 1921, La polarité des cellules cambiennes. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, T. 31, p. 167.

Ders., IV. 1922, Reizwirkung bei Rektipetalität und bei senkrechtem Wachstum. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 61, S. 590.

Ders., V. 1923, Over prikkeling bij auxotonische bewegingen. Verslagen Kon. Akad. van Wet. Amsterdam, Dl. 32. (Englische Übersetzung: On stimulation in auxotonic movements. Proceed. Kon. Akad. van Wet. Amsterdam, Vol. 26.)

Ders., VI. 1921, Ein Blattsteckling von Camellia japonica mit Adventivknospe. Flora. Bd. 114, S. 401.

Lindemuth, H., I. 1889, Über Samenbildung an abgeschnittenen Blütenständen einiger sonst steriler Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. 14, S. 244.

Ders., II. 1889, Über Bildung von Bulbillen am Blütenschafte von Lachenalia luteola und Hyacinthus orientalis. Ebenda, Bd. 14, S. 247.

Loeb, J., I. 1915, Rules and mechanism of inhibition and correlation in the regeneration of Bryophyllum calycinum. Bot. Gaz., T. 60, p. 249.

Ders., II. 1917, Rules and mechanism of inhibition and correlation in the regeneration of Bryophyllum calycinum. Ibid., T. 62, p. 293.

Naudin, M., 1840, Note sur les bourgeons nés sur une feuille de Drosera intermedia. Annal. des Sc. Natur., 2e Sér., T. 14, p. 14.

Regel, F., 1876, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. 10, S. 447.

Sachs, J., 1882, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

Simon, S., 1907, Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, S. 351.

Stingl, G., 1908, Über regenerative Neubildungen an isolierten Blättern phanerogamer Pflanzen. Flora, Bd. 99, S. 178.

Tittmann, H., 1895, Physiologische Untersuchungen über Kallusbildungen an Stecklingen holziger Gewächse. Jahrb. f. wiss. Bot, Bd. 27, S. 164.

Vöchting, H., I. 1878, Über Organbildung im Pflanzenreich. I. Teil, Bonn.

Ders., II. 1884, Über Organbildung im Pflanzenreich. II. Teil, Bonn.

Ders., III. 1900, Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 34, S. 1.

Ders., IV. 1906, Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Bot. Ztg., 1. Abt., S. 101.

Wakker, J. H., 1885, Onderzoekingen over adventieve knoppen. Inaug.-Diss. Amsterdam.

Winkler, H., I. 1903, Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von Torenia asiatica. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. 21, S. 96.

Ders., II. 1905, Über regenerative Sproßbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von Passiflora coerulea. Ebenda, Bd. 23, S. 45.

Über schlafende Knospen.

Von **L. Jost.**

Mit 13 Abbildungen im Text.

Betrachtet man den Ansatz eines Seitenzweiges an einem jungen Stamm eines Baumes im Längsschnitt, so ergibt sich die Fig. 1, in der der Übergang von Mark, Holz und Rinde vom Stamm in den Zweig zu erkennen ist. Einige Jahre später wird dieselbe Stelle aussehen wie Fig. 2. Die Basis des Holzkörpers des Zweiges wird mehr und mehr von den Holzlagen des Stammes eingeschlossen; in Fig. 2 ist z. B. schon die ganze Strecke von + bis + eingewallt worden. Hat sich nun ein Seitenzweig nicht entwickelt, ist er vielmehr als „schlafende Knospe" viele Jahre unentfaltet geblieben, so sollte man denken, daß diese ganz ebenso eingewallt werden und schließlich äußerlich ganz verschwinden müsse. Tatsächlich ergibt sich aber bei der Betrachtung radialer Längsschnitte durch junge (Fig. 3) und ältere (Fig. 4) schlafende Knospen auf den ersten Blick, daß eine solche Einwallung nicht stattfindet, vielmehr die Knospe in dem Maße, als der sie tragende Zweig sich verdickt, nach außen rückt.

Fig. 1.

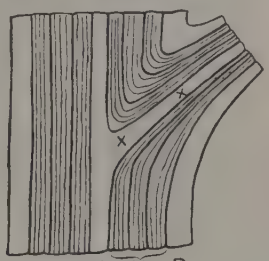


Fig. 2.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen Astansatz in jungem Zustand. Schema. *M* Mark, *H* Holz, *R* Rinde.

Fig. 2. Desgl., älter.

Die Frage, wie unter diesen Umständen die Kontinuität der Leitbahnen, insbesondere der Gefäße zwischen Ast und Knospe gewahrt wird, hat mich seit meinen Untersuchungen über den Astansatz [1901][1]) interessiert.

Es ist erstaunlich, wie kurz diese Frage in den einschlägigen Lehrbüchern behandelt wird. So stehen z. B. in Kleins Forstbotanik[2])

1) Jost, 1901, Botanische Zeitung 59, 1.

2) Lorey, Handbuch der Forstwissenschaft, 3. Aufl. 1913.

S. 301 nur folgende Sätze: „Bedingung für das Leben der schlafenden Augen ist, daß sie mit dem lebenden Bildungsgewebe des Stammes, an dem sie sitzen, dem Kambium, im Zusammenhang bleiben; sie verlängern sich, wie ein Markstrahl, allmählich um die Dicke eines Jahresringes und werden allmählich ganz von der Rinde eingeschlossen. Lösen sie sich vom Kambium ab, so können sie . . . . zu den holzigen Rindenknollen heranwachsen."

Und in Büsgens Bau und Leben der Waldbäume (2. Aufl., Jena 1917, S. 23) steht: „Für die Erhaltung ihrer Entwicklungsfähigkeit ist es Bedingung, daß ihr Anschluß an das Stammholz nicht verloren geht. Beim Spalten eines schlafenden knospentragenden Astes sieht man vom Innern jener Knospen aus quer durch die Stammrinde in das Holz hinein einen Zug von wasserleitendem Gewebe sich erstrecken, der mit dem Dickenwachstum des Stammes in demselben Maße sich verlängert."

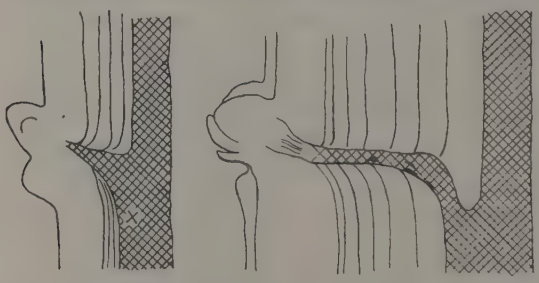


Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine schlafende Knospe der Silberlinde. Mark schraffiert. Vergrößerung 8fach.
Fig. 4. Desgl., älter.

Büsgen illustriert die schlafenden Knospen durch eine Figur von Th. Hartig, Klein von R. Hartig. Beide weisen somit im Grunde auf dieselbe Darstellung von Th. Hartig hin, die ausführlich und, wie wir zeigen werden, auch richtig war. Sie war aber wenig verständlich, und deshalb mag es gestattet sein, erst am Schluß der Darstellung auf sie zurückzukommen.

Im Jahre 1920 veranlaßte ich Frl. Irma Pisk, die Morphologie der schlafenden Knospen eingehender zu studieren. Frl. Pisk hat dann auch in ihrer Dissertation vom Jahre 1921 „Die schlafenden Knospen, ein Beitrag zur Morphologie der Laubbäume" die wichtigsten Punkte geklärt, allein sie ist nicht dazu gekommen, das Resultat ihrer Studien zu vervollkommnen und auf breitere Basis zu stellen, und so sind diese ungedruckt geblieben. Im folgenden möchte ich in aller Kürze über die aufgeworfene Frage berichten, wobei ich mich übrigens durchaus auf eigene Untersuchungen stütze.

Aus Irma Pisks Arbeit möchte ich nur das eine hervorheben, daß vergleichende Untersuchung verschieden alter schlafender Knospen

gezeigt hat, daß eine Blattbildung und dementsprechend ein Längenwachstum der Knospe nicht stattfindet. Wäre letzteres der Fall, so könnte ja die dauernd gleiche Lage der Knospe an der Oberfläche des Zweiges dadurch bedingt sein, daß die Knospe in dem Maße an Länge zunimmt, wie sie an der Basis eingewallt wird. Wird aber die Knospe durch das Dickenwachstum des Astes einfach nach außen geschoben, so sollte man denken, es müsse zu einer Gewebetrennung kommen, wie sie durch die schematische Fig. 5 dargestellt wird. In Fig. 5a ist in dem schraffierten Mark die Stelle hell gelassen, die etwa zerrissen werden müßte, in 5b tritt die bei weiterem Dickenwachstum sich ergebende Lücke an dieser Stelle deutlich hervor. Ein Blick auf den nach der Natur gezeichneten Längsschnitt Fig. 4 zeigt nun aber nichts von einer solchen Lücke, vielmehr ergibt sie, daß das im Holzkörper des Stammes steckende „Knospenstämmchen" von Jahr zu Jahr sich verlängert und dementsprechend schon mit bloßem Auge als eine meist braune, senkrecht zu den Jahresringen den Holzkörper durchsetzende Linie erscheint. Da eine apikale Verlängerung dieses „Stämmchens" nach dem Gesagten ausgeschlossen ist, muß sie „interkalar" erfolgen oder wie Th. Hartig seinerzeit sagte: „intermediär".

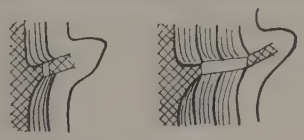


Fig. 5.

Fig. 5. Schema eines Längsschnittes durch eine schlafende Knospe. a jung, b älter; in a ist die Stelle hell gelassen, wo eine Zerreißung im Knospenmark zu erwarten wäre, in b ist die Lücke, die durch die Zerreißung entstehen müßte, vergrößert.

Interkalares Wachstum kann freilich nur in den Parenchymzellen der Knospenstämme eintreten, und die Gefäße, die vom Stamm zur Knospe führen, müssen notwendigerweise durchrissen werden, da sie ja erfahrungsgemäß einem starken Wachstum nicht zu folgen vermögen. Daß aber die schlafenden Knospen trotz der Einschränkung der Transpiration nicht ohne Gefäßanschluß würden auskommen können, war zu erwarten. Wie dieser Gefäßanschluß erfolgt und wie das Interkalarwachstum sich vollzieht, soll im folgenden geschildert werden. Die Angaben beziehen sich auf Cornus alba, Tilia argentea und Acer Pseudoplatanus. Die Verhältnisse von Tilia sind in den Vordergrund gestellt.

An den unteren Ästen der Silberlinde findet man leicht Zweigsysteme, die 10 und mehr Jahre mit nicht sehr großer, aber annähernd gleicher Intensität in die Länge gewachsen sind und sich Jahr für Jahr durch einen scheinbaren Haupttrieb von vielleicht 10 cm Länge vergrößert haben. In jedem Jahrestrieb bemerkt man basal nach den

Knospenschuppen zunächst sehr kurze, dann immer größer werdende Internodien. In einem Einzelfall waren die aufeinanderfolgenden Internodien 2, 10, 15, 22, 22, 25 mm lang. Während die Achselknospe des höchsten Laubblattes zur Verlängerung des Sympodiums dient, entwickeln sich auch die Achselsprosse von zwei weiteren Laubblättern noch zu starken, eventuell blühenden Trieben, dann folgt ein ganz schwacher Trieb, dann Knospen, die nicht zum Austreiben kommen und im Sommer nach ihrem Erscheinen abgeworfen werden; ganz zu unterst sieht man 1—2 kleine Knospen, die als schlafende Knospen viele Jahre am Leben bleiben und unter bekannten Umständen auch austreiben können. — Bei einem stärkeren Zweig-

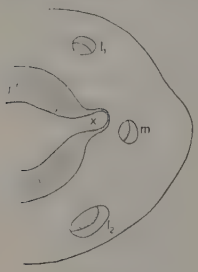


Fig. 6.

Fig. 7.

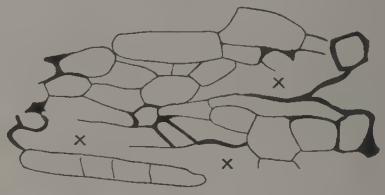


Fig. 8.

Fig. 6. Querschnitt durch einen einjährigen Trieb der Silberlinde. Bei × ist das Mark stark nach außen vorgezogen, und es treten die Leitbündel einer schlafenden Knospe in den Gefäßbündelkreis. *m* der Medianus, l_1 und l_2 die Lateralstränge des Blattes, in dessen Achse die schlafende Knospe steht. Vergrößerung 16fach.
Fig. 7. Desgl. wie Fig. 6. Schnitt etwas tiefer. Eintritt des Medianstranges (*m*) und eines Lateralstranges (*l*) in den Gefäßbündelzylinder. Vergrößerung 16fach.
Fig. 8. Zellen aus dem Mark eines Knospenstämmchens von Cornus alba. Vergrößerung 160fach.

system sind die Internodien länger und zahlreicher, aber sonst wiederholt sich alles wie eben geschildert.

Legt man nun durch den Ansatz des untersten Laubblattes eines diesjährigen Triebes, in dessen Achsel also bestimmt eine schlafende Knospe zu erwarten ist, Querschnitte, so zeigt sich (Fig. 6), daß das Mark einen breiten markstrahlähnlichen Fortsatz radial nach außen in Richtung nach dieser Achselknospe zu macht. Das Kambium macht einen nach außen konvexen Bogen, der die Gefäßbündel der Achselknospe umfaßt. Weiter außen in der Rinde sieht man die drei Leitbündel (*m*, l_1, l_2), die aus dem Blatt heraustreten und sich unterhalb vom Ansatzpunkt der Achselknospenbündel in den Holzzylinder einfügen. Der mediane Strang (*m*) benutzt den schon erwähnten breiten Markstrahl, die „Axillarsproßlücke", die anderen fügen sich, wie der etwas tiefer geführte Schnitt (Fig. 7) für einen zeigt, unter Ausbildung sehr viel weniger breiter Markstrahlen in den Gefäßbündelring ein-

Was im Querschnitt als Markstrahl, als „Axillarlücke" erscheint, ist im Längsschnitt (Fig. 3) als das Mark des Axillarsprosses oder als das „Knospenstämmchen" anzusprechen. Sehr deutlich zeigt diese Figur, wie das Mark des tragenden Astes unterhalb der Knospe anschwillt; die Stelle + entspricht der gleich bezeichneten Stelle in Fig. 6.

Dieses Mark des Axillarsprosses ist es, das sich interkalar verlängert. Tangentialschnitte durch den Holzkörper, die das Knospenstämmchen quer treffen, zeigen, daß es im ganzen von etwa elliptischem Querschnitt ist und im Zentrum aus Parenchymzellen besteht, die in der Peripherie von dünnen Gefäßen begleitet sind.

Nach oben sind die quer gelagerten und im Bogen verlaufenden sekundären Holzelemente[1]) scharf vom Knospenstämmchen geschieden, während es auf der Unterseite allmählich in das sekundäre Holz des Astes übergeht. Die Gefäße des Knospenstämmchens verlaufen auch durch die Rinde des tragenden Astes und endigen unter dem Vegetationspunkt der schlafenden Knospe. Der untere Teil des die Rinde durchziehenden Knospenstämmchens hat außerhalb der Gefäße ein Kambium, das sich basal in das Kambium des Astes fortsetzt.

Die erste Frage, die zu beantworten ist, ist nun diese: Wie verlängert sich das Knospenstämmchen? Wenn Klein z. B. es mit einem Markstrahl vergleicht, so nimmt er offenbar an, daß es ein regelrechtes Kambium besitze, das unter dauernder Teilung sein Längenwachstum vermittle. Allein an der Stelle, wo man dieses Kambium am ersten erwarten sollte, da etwa wo das Kambium des Astes in die Knospe ausbiegt, ist eine das Mark des Knospenstammes durchziehende Kambiumschicht durchaus nicht zu sehen. Auch zeigen die Parenchymzellen des Stämmchens keineswegs die regelmäßige Anordnung und Gestalt von Markstrahlzellen. Die Fig. 8 stellt ein kleines Stück aus einem dünnen Radialschnitt durch das Knospenmark dar. Sie zeigt große und kleine, langgestreckte und kurze, ungeteilte und gefächerte, derbwandige und dünnwandige Zellen in buntem Wechsel. An manchen Stellen (×), wo die Zellumrisse unklar waren, blieben sie in der Zeichnung ganz weg.

Wird eine solche Stelle mit Rutheniumrot behandelt, so färben sich die dickwandigen Partien stark rot, die dünnwandigen bleiben fast

1) Diese haben im wesentlichen den gleichen Verlauf wie an der Oberseite normaler Astansätze. — Die Fig. 40 auf Taf. II in Strasburgers Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen (Jena 1891) erinnert stark an das Bild, das ein Knospenstämmchen auf tangentialen Schnitten durch den Holzkörper des Stammes darbietet.

ganz farblos. Und jetzt tritt deutlich hervor, daß Teile einer Zelle dickwandig, andere dünnwandig sind. Es besteht kein Zweifel, daß derbwandige Zellen nachträglich durch lokales Flächenwachstum sich vergrößern, und daß der Zuwachs sich dünnwandig von dem derbwandigen, nicht wachsenden Teile abhebt. Es findet also eine radiale Dehnung, eine radiale Dilatation im Knospenmark statt, der Ursache wie dem Erfolg nach der Dilatation der Rinde entsprechend. Betrachtet man nun ein vieljähriges und entsprechend langes Knospenmark, so tritt in ihm eine Jahrringstruktur hervor. In regelmäßiger Folge sieht man Stellen aus derbwandigeren Zellen abwechseln mit dünnwandigen. An der letzten Stelle hat also vorwiegend das Dilatationswachstum stattgefunden. An den zwischenliegenden Stellen sind die Zellen geblieben wie sie waren. Sehr auffallende Bilder treten im Längsschnitt durch den Ahorn (Fig. 9) nach Behandlung mit Rutheniumrot auf. Der innerste Teil eines älteren Knospenmarkes ist derbwandig, verholzt und bleibt ungefärbt; weiter außen ist das Knospenmark rot tingiert, aber von unregelmäßigen Flecken durchsetzt, die nur blaßrot erscheinen. Nimmt man stärkere Vergrößerung zur Hilfe, so zeigt sich an den hellen Stellen ein Gewebe von dünnwandigen vielgefächerten Zellen. Ob es bei der Dilatation auch zu temporären Gewebetrennungen, also Rissen kommt, die erst nachträglich durch die Wucherungen der benachbarten Zellen ausgefüllt werden, muß dahingestellt bleiben. Im großen

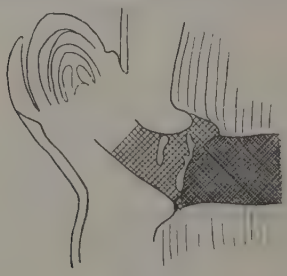


Fig. 9.

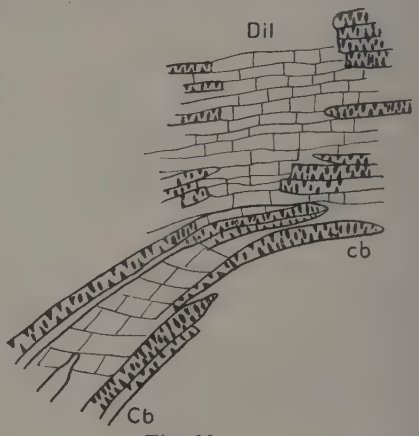


Fig. 10.

Fig. 9. Längsschnitt durch eine schlafende Knospe des Ahorns. Das verholzte Mark des Knospenstämmchens dicht schraffiert; das unverholzte weniger dicht schraffiert. Die hellen Stellen in letzterem sind dilatiert. Vergrößerung 13fach.

Fig. 10. Silberlinde. Längsschnitt durch die Dilatationsstelle. Vergrößerung 160fach. Das Kambium *Cb cb* im Übergang aus dem Stamm in die schlafende Knospe. *Dil* Dilatationsstelle im Markstrahl mit zerrissenen Gefäßen.

und ganzen ist jedenfalls die Verlängerung des Knospenmarkes durch die Bezeichnung Dilatation zur Genüge charakterisiert. In Einzelfällen mag es freilich auch zu kambiumähnlichen Neubildungen kommen (Fig. 10); diese haben aber schwerlich dauernden Bestand. Nach einiger Zeit entsteht weiter außen eine neue Dilatationszone.

Nach Besprechung des Parenchyms wenden wir uns jetzt zu den Gefäßen. Im ersten Jahr der Knospe sind sie überwiegend primären Ursprungs und ziehen aus der Markkrone des unter der schlafenden Knospe liegenden Stammes ziemlich steil aufwärts in die Knospe (Fig. 3). Selbstverständlich können sie dem Dilatationswachstum des Markes nicht folgen und werden in der Nähe der Stelle, wo das geradlinig verlängert gedachte Kambium des Stammes das Knospenstämmchen schneidet, durchrissen. Gleichzeitig entstehen aus dem Kambium an der Umbiegungsstelle aus dem Stamm in die Knospe neue Gefäßelemente, die den nötigen Zusammenhang herstellen. Alle früher primär und sekundär gebildeten Gefäße aber sind nach kurzem Verlauf abgerissen. Dementsprechend zeigt das Schema (Fig. 11) von oben und von unten in das Knospenstämmchen einbiegende Gefäße, die hier alsbald aufhören, während sie im Holzkörper nach oben und unten unbegrenzt weiterlaufen. Auch unter der Knospe muß man Entsprechendes erwarten. Tatsächlich bemerkt man nur, daß die Gefäßzone basalwärts erheblich dicker wird, und daß die innersten Leitbahnen zerrissen sind.

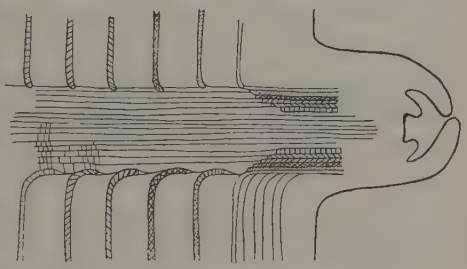


Fig. 11. Schema eines Längsschnittes durch eine schlafende Knospe.

Natürlich findet man in jedem Längsschnitt durch einen Knospenstamm zahllose Gefäße, die rasch blind enden. Ob sie aber wirklich an dieser Stelle aufhören, oder ob nur der Schnitt bei schiefem Verlauf des Gefäßes das Ende ergibt, das läßt sich nicht so ohne weiteres sagen. Irma Pisk hat sich der Mühe unterzogen, in Serienschnitten durch solches Knospenmark die Gefäße aufzuzeichnen und die Zeichnungen dann übereinander zu legen. So konnte mit Sicherheit festgestellt werden, daß wenigstens viele Unterbrechungen, die im Einzelschnitt zu beobachten sind, wirklich Zerreißungen von Gefäßen vorstellen. Eine genauere Betrachtung dieser Unterbrechungen macht dies übrigens ebenfalls klar. Ganz besonders bei Cornus alba, wo

lange Zeit abrollbare Spiralgefäße gebildet werden und wo Bilder auftreten, wie die in Fig. 12 dargestellten. Bei der Kleinheit des Objektes konnte freilich nur eine schematische, keine ganz naturgetreue Abbildung gegeben werden. Es zeigt sich, daß mehrere Spiralgefäße in gleicher Höhe zerrissen sind, und daß ihre Schraubenverdickung lang ausgezogen wurde. Verfolgt man sie weiter, so trifft man wieder auf ein Stück ungedehnter Gefäßwand. Etwas anders ist das Bild bei Tilia, wo jedenfalls späterhin nur netzförmige verdickte Gefäße angelegt und zerrissen werden. Daß in die durch das Reißen der Gefäße entstehenden Lücken die benachbarten Parenchymzellen eintreten, ist klar.

Es bleibt endlich die Ausbildung neuer Gefäße im Kambium zu besprechen. Sie entstehen da, wo das Kambium im Bogen aus dem Ast in die Knospe eintritt (Fig. 10). Sie haben unten, nach dem Holzkörper des Stammes zu, eine direkte Fortsetzung in leitende Elemente. Nach oben aber muß der Wasserstrom radial in früher gebildete und unten abgerissene Gefäße übergehen. Die Verhältnisse am Ansatz des

a b

Fig. 12. Gefäße aus der Dilatationszone von Cornus alba. Vergrößerung 500fach. Die schraubenförmige Verdickung abgerollt und ausgezogen.

Knospenkambiums an das Stammkambium näher zu verfolgen, ist wenig lockend. Es ist auch nicht anzunehman, daß irgendein prinzipieller Unterschied gegenüber dem früher studierten Astansatz festzustellen wäre. Hervorzuheben ist nur, daß die Tätigkeit des Kambiums, die im Ast stark ist, in der schlafenden Knospe rasch abnimmt. Immerhin kann man auf dem Tangentialschnitt durch die Rinde unter einer 8jährigen schlafenden Knospe 20—30 Gefäße in einem Radius finden, die aus dem Kambium entstanden sind. Gewöhnlich ragt der Holzkörper des Stammes unterhalb der schlafenden Knospe kegelförmig in die Rinde vor, so daß man bei der Entfernung der Rinde mit bloßem Auge einen kleinen spitzen Vorsprung aus dem Holzkörper treten sieht (Hartigs Knospenkegel). Ausnahmsweise findet man aber auch, offenbar infolge ungenügender Dilatation, Bilder wie Fig. 9: eine Einsackung des Kambiums an der Basis der schlafenden Knospe.

Es mag nun nochmals auf das Schema Fig. 11 hingewiesen sein, in dem angenommen ist, daß, von den Primärgefäßen abgesehen, jeweils einmal in jedem Jahr ein Gefäß angelegt werde und ein

altes durchrissen wird. In diesem Schema sind die einzelnen Gefäße durch verschiedene Schraffierung dargestellt worden. Es geht aus ihm hervor, daß an der Basis des Rindenteils der Knospe unmittelbar über der jüngsten Dilatationszone der Holzkörper sehr stark anschwillt. Das ist in der Tat an Längsschnitten, wie an einer Serie von Querschnitten durch diese Gegend leicht festzustellen.

Die hier dargestellten Verhältnisse erinnern an mehrere ähnliche in der Literatur geschilderte Vorkommnisse. So hat Strasburger[1]) das Verhalten der Kurztriebe von Pinus studiert. Diese unterscheiden sich von schlafenden Knospen nur dadurch, daß sie einige Nieder- und zwei Laubblätter entfalten, sie stimmen aber mit ihnen darin überein, daß dann mehrere Jahre ein ruhender Vegetationspunkt mit einem in die Dicke wachsenden Stamm verbunden bleibt. Dementsprechend hat Strasburger gefunden, daß die zentralen Gefäße zuerst gedehnt und dann zerrissen werden, während das Kambium neue einschaltet. Er sagt dann weiter: „Während die Tracheiden des Kurztriebes gedehnt und schließlich zerrissen werden, erfahren die Markzellen des Kurztriebes eine solche Durchreißung nicht. Dieselben bleiben vielmehr in einer dem Kambium des Tragsprosses entsprechenden Zone teilungsfähig und vermehren sich dort durch Einschaltung neuer Querwände. Zugleich mit neuen Tracheiden werden andererseits auch neue Markstrahlenzellen in die Kurztriebspur durch das Kambium von außen eingeschaltet, während die älteren an dieser Stelle eine Dehnung erfahren und zum Teil obliterieren." Früher schon hat Markfeld[2]) für mehrjährige Blätter immergrüner Pflanzen gezeigt, daß auch hier die Blattspur beim Dickenwachstum gedehnt und zerrissen und aus dem Kambium ergänzt wird. Es herrscht also eine weitgehende Übereinstimmung mit den bei schlafenden Knospen bestehenden Verhältnissen. Endlich hat neuerdings Buchholz[3]) in der Interkalarzone des Monokotylenstengels ganz ähnliche Gefäßzerreißungen und Reparationen beobachtet. Man sieht also, daß diese etwas gewalttätige Form der Entwicklung weit verbreitet ist.

Zum Schluß möge die Schilderung Th. Hartigs hier abgedruckt sein. Sie zeigt, wie trefflich dieser ausgezeichnete Beobachter alles gesehen hat. Und sie wird jetzt nach den vorausgehenden Erörterungen ohne weiteres verständlich sein. Er nennt die schlafenden Knospen „Proventivknospen" und beschreibt sie folgender-

1) Strasburger, 1891 (zit. S. 293, Anm. 1), S. 115.
2) Markfeld, 1885, Flora 68.
3) Buchholz, 1920, N. F. 14.

maßen: „Die Proventivknospe besteht aus der Markröhre, die sämtliche Holzlagen in gerader Richtung durchbricht, und aus einem Holzkörper im Querschnitt konzentrisch gestellter Faserbündel. Wo die Holzfasern des Schaftes auf den Stamm der Proventivknospe treffen, da biegen sie nach außen um, schließen sich dem Knospenschafte an und verlaufen mit diesem in gleicher Richtung nach außen. Dadurch entsteht ein den Knospenschaft umfassender, über die Grenzen jeder Jahreslage mehr oder weniger weit nach außen hervortretender Holzkegel — Knospenkegel —, der dem jederzeit äußeren, krautigen, von Deckblättern umhüllten Teile der eigentlichen Knospe als Basis dient. Dieser äußere Teil der Knospe ist von den gewöhnlichen Blattachselknospen nur in der geringeren Entwicklung, namentlich der Blattausscheidung, unterschieden."

„Besonders unter den Proventivknospen des Wurzelstocks zeigen einzelne nicht selten eine ungewöhnliche Verlängerung des Knospenkegels. In solchen Fällen ist die hervorgeschobene Knospe an der Spitze des Kegels etwas weiter entwickelt als gewöhnlich, indem sie schon mehrere zusammengefaltete Blätter enthält. Solche Proventivknospen haben äußerlich viel Ähnlichkeit mit den Brachyblasten, namentlich der Lärche, anatomisch sind sie aber sehr verschieden, denn während auch hier der Knospenkegel nur aus nach außen gewendeten Holzfasern des Schaftes besteht, umgeben die Markröhre der Brachyblasten in ihrem ganzen Verlaufe ihr eigentümlich angehörende Holzbündel; während die Kurztriebe, wenn sie auch noch so kleine Längentriebe und Holzringe bilden, alljährlich einen Blattbüschel an ihrer Spitze entwickeln, mit einem Worte — in jeder Hinsicht in der Entwicklung zurückgehaltene, verkürzte Seitentriebe sind, erhält sich die Proventivknospe Jahrzehnte hindurch ohne eigene Holz- oder Blattbildung lebendig, bis sie entweder abstirbt oder infolge krankhafter Zustände oder Verlustes überstehender Baumteile zu Wasserreisern oder Stocklohden hervorwächst."

„Es ist keinem Zweifel unterworfen, daß die gewöhnlichen Zweigknospen — wir wollen sie Makroblasten nennen —, deren Entwicklung die Zweige liefert, die Proventivknospen und die Brachyblasten, Organe gleichen Ursprungs sind; ihrer äußeren Erscheinung nach unterschieden durch verschiedene Grade des Längenwuchses, der in der Proventivknospe nach außen gänzlich erlischt. Bei näherer Betrachtung zeigen sich jedoch noch andere sehr merkwürdige Entwicklungsunterschiede. In den Makroblastenknospen findet Längenwuchs vorzugsweise in den terminalen Teilen statt; bei den Proventivknospen hingegen bleibt der

krautige Teil der Knospe, wenn er nicht durch Verletzung oder Krankheit der Pflanze zu Ausschlägen oder Wasserreisern hervorgetrieben wird, bis an sein Lebensende derselbe. Der Längenwuchs der Proventivknospe bildet sich unter dem krautigen Knospenstamme, zwischen ihm und dem vorjährigen Längentriebe."

Fig. 13. Kopie aus Th. Hartig.

„In vorstehender Abbildung (Fig. 13) ist *a* die Rinde mit der krautigen Knospe, *b* der letzte und vorletzte Jahresring des Holzkörpers, *c* der (gedachte) Raum, welchen im kommenden Jahre der neue Holzring ausfüllt, in welchem daher auch die Verlängerung des Knospenschaftes durch Zwischenbildung vor sich geht."

„Wir müssen daher außer den bisher bekannten Entwicklungsrichtungen, außer dem terminalen und lateralen Wuchse (Längentriebe und Jahresringe) noch eine dritte, intermediäre Triebbildung für die bezeichneten Fälle aufstellen."

Über mantelförmige Organe bei Epiphyten und Wurzelkletterern.

Von **G. Karsten.**

Mit 5 Abbildungen im Text.

I.

Im ersten Bande der Organographie, II. Aufl., behandelt Goebel[1]) die Frage der Heterophyllie bei wurzelkletternden Pflanzen, besonders verschiedenen Araceen, und kommt zu dem Schlusse, daß die auf der Schattenseite des Stammes gebildeten Wurzeln durch die dem Substrat anliegenden Jugendblätter trefflich geschützt sind. Ihrer Entstehung nach hält er diese Jugendstadien, die Mantelblätter, wie auch bei Marcgravia und Hedera Helix, für Anpassungsformen gegenüber den Folgeblättern, deren Form meist nur in den ersten auf die Kotyledonen folgenden Blättern erhalten geblieben ist.

Ähnliche Mantelblätter habe ich früher für zahlreiche Epiphytenformen der Molukken[2]) beschrieben und die Abbildungen zum Teil nochmals in den Vegetationsbildern wiederholt. Auf verbreiterter Grundlage möchte ich hier versuchen, eine Erklärung dafür zu finden, warum derartige Epiphytenformen auf Amboina-Menado so ungleich häufiger sind, als in dem sonst an Epiphyten so reichen westlichen Java, speziell in Buitenzorg.

Die beschriebenen Epiphyten gehörten zu einem Teile dem feuchtesten Walde Amboinas an, wie Dendroceros inflatus, Trichomanes peltatum und Teratophyllum aculeatum var. inermis. Diese konnten sich ihrem Standorte entsprechend darauf beschränken, unter ihren dem Substrat flach aufliegenden Blättern resp. in Hohlräumen ihres Thallus flüssiges Wasser zu speichern und vor vorzeitiger Verdunstung zu bewahren. Ganz andere Verhältnisse zeigten die in praller Sonne lebenden Formen, wie Conchophyllum imbricatum, Conchophyllum maximum, Polypodium imbricatum, zu denen noch Dischidia Rafflesiana und Myrmecodia-Arten gehören würden. Hier konnte wahrscheinlich gemacht resp. nach-

1) K. Goebel, Organographie der Pflanzen. II. Aufl. 1, S. 389 ff., 1913.

2) G. Karsten, Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. de Buitenzorg 1894, XII, S. 117 ff., und Vegetationsbilder von G. Karsten u. H. Schenck, Reihe XIV, Heft 1, 1920.

gewiesen werden, daß es sich bei den dem Substrat hohl aufliegenden Blättern und Stämmen, wie in den vom Blatt oder knolligen Stamm gebildeten Höhlungen um Wasserkondensatoren handelt, so daß die ausschließlich in den Hohlraum abgegebene Menge von Wasserdampf, die bei Temperaturerniedrigung in flüssiges Wasser verwandelt wird, mit den unter dem Mantel befindlichen Wurzeln wieder aufgenommen werden kann. So ist es möglich, daß die Pflanzen auf dürrem Substrat weit ansehnlichere Formen annehmen können, als es ihnen ohne derartige Wasserersparnis gestattet sein würde. Während Conchophyllum imbricatum im ganzen Archipel weit verbreitet ist, zeigte sich das weit vollkommener angepaßte Conchopyllum maximum auf Menado beschränkt, wo es freilich die kleinere Schwesterart vollkommen verdrängt zu haben scheint, und das ebenfalls hochgradig angepaßte große Polypodium imbricatum war nur auf einem der Berggipfel Amboinas anzutreffen.

Fig. 1.
Conchophyllum maximum.

Es entsteht die Frage, warum haben sich derartige einander nahe kommende Anpassungen nicht auch anderwärts im Archipel entwickelt, denn so auffällige Formen wären im vielfach durchforschten Java den zahlreichen Beobachtern kaum entgangen. — Neben dem in Buitenzorg vielfach gar nicht eng dem Substrat angepreßten Conchophyllum imbricatum ist nur die Dischidia Rafflesiana als freilich vollkommenste Form dieser Anpassungsart in Java weit verbreitet, so war sie an der Südküste unweit Tjilatjap auf in der vollsten Sonnenglut stehenden Bäumen, die sie vollkommen überzog, zu sehen (eventuell eine andere ihr sehr nahestehende Art).

Es war mir schon beim Schreiben der vorher erwähnten Arbeit klar, daß eine Erklärung nur aus abweichenden klimatischen Verhältnissen sich ergeben könne, und ich erhielt durch die liebenswürdige Vermittlung des unvergeßlichen Melchior Treub eine Tabelle der Niederschlags- und Temperaturverhältnisse von Amboina für 14 Beobachtungsjahre, die freilich nach so vielen seither verflossenen Jahren nicht mehr genügt, so daß sie in der folgenden Zusammenstellung nur noch für die sonst

nicht angegebene Regenhäufigkeit mit herangezogen werden konnte, während die übrigen Daten aus Hanns[1]) Klimatologie entnommen sind, die weitere 14 Jahre umfaßt.

Doch mag gleich hier über die Art der Niederschläge einiges bemerkt werden. Wie es schon von Wallace[2]) hervorgehoben wurde, ist das Wetter in den Molukken außerordentlich unbeständig und auf sehr geringe Entfernungen völlig verschieden. Der Regen fällt nicht wie in Buitenzorg fast ausschließlich als Gewitterregen, sondern in häufigen kleineren Schauern. Wenigstens in den relativ trockenen Monaten September—November, die ich in Amboina verbringen durfte, war es so, und man konnte am gleichen Tage mehrmals völlig durchnäßt und von der bald wieder hervorbrechenden Sonne getrocknet werden. Es mag anders sein in der Hauptregenzeit, deren Regenhöhe die von Buitenzorg gewaltig übertrifft. Dagegen ist die jährliche Regenmenge in Buitenzorg erheblich größer als in Amboina.

	Batavia		Buitenzorg		Amboina	
S. Br.	6° 11′		6° 35′		3° 42′	
Ö. L.	106° 50′		100° 49′		128° 10′	
Meereshöhe . . .	7 m		285 m		12 m	
Beobachtungsjahre	42	14	28	14	28	14
	Regenmenge in mm	Regentage[3])	Regenmenge in mm	Regentage[3])	Regenmenge in mm	Regentage[3])
Januar	329	20	449[4])	25	143	14
Februar	346[4])	17	408	23	115	13
März	198	16	422	23	138	15
April	122	12	412	20	278	19
Mai	94	8	374	17	520	22
Juni	92	8	277	13	606[4])	25
Juli	66	6	265	12	590	25
August	34	4	227	11	407	22
September . . .	67	7	345	15	231	14
Oktober	104	9	420[4])	18	176	14
November . . .	128	12	395	20	103	11
Dezember . . .	222	15	373	21	145	13
Im Jahre . . .	1801		4367		3452	
Tage	155,7	144	219,7	218	206,6	207

1) Hann, Klimatologie. 3. Aufl. 1910, II. 1, S. 262 ff.

2) Wallace, Journal of the geographical society. London 1863, 225, und Ders., Report of British association 1862 (dieses Zitat von Hann).

3) Die Zahl der Regentage für die einzelnen Monate sind im Hann l. c. nicht angegeben, sondern der vorher erwähnten Zusammenstellung, für 14 Jahre gültig, entnommen. So kommt es, daß die Jahreszahlen für die Regentage nicht genau übereinstimmen, aber doch genau genug, um die gewünschte Auskunft zu geben

4) Gibt die Regenmaxima an.

Somit scheint mir das für den vorliegenden Fall Wesentliche der klimatischen Unterschiede zwischen Buitenzorg und den Molukken darin zu bestehen, daß die Regenhäufigkeit in Amboina größer ist, da am gleichen Tage oftmals mehrere starke Regen sich einstellen, die freilich, abgesehen von den eigentlichen Regenmonaten Mai—August, niemals dieselbe Wassermenge wie in Buitenzorg in den dort trockensten Monaten bringen. Dadurch werden in den Molukken diese als Wasserkondensatoren angesprochenen Pflanzen schärfer angepaßt, da sie häufiger als in dem oft von Mittag an durch Regenwolken beschatteten Buitenzorg dem schroffen Wechsel zwischen relativer Lufttrockenheit bei starkem Sonnenbrand und hoher Wasserdampfsättigung bei niedergehenden Regenschauern ausgesetzt sind. So kann Conchophyllum imbricatum im stets feuchten Buitenzorg leben, auch wenn eine Menge Wasserdampf dadurch verloren geht, daß es der Baumrinde oftmals gar nicht fest aufliegt, auch beiderseits Spaltöffnungen führt; in Amboina sah ich die Pflanze niemals anders als dem Substrat lückenlos aufliegend, und bei Conchophyllum maximum, wie Polypodium imbricatum ist ein fast hermetischer Abschluß der Höhlung vorhanden. So scheint mir dieser Unterschied der Häufigkeit im Verhalten und im verschiedenen Auftreten derartiger Mantelepiphyten begründet zu sein (vgl. Taf. XVII—XIX, Ann. de Buitenzorg, l. c.). Daß kapillar Wasser unter die Höhlung gezogen werden kann, ist damit nicht ausgeschlossen.

Für die Deutung der Mantelorgane dieser Epiphyten als Wasserkondensatoren wäre ja eine Feststellung der tatsächlich erfolgenden Temperaturschwankungen im Blatt resp. in den Hohlräumen von ausschlaggebender Bedeutung. Dafür liegen nun genauere Beobachtungen nur für die sich in etwa analoger Lage befindenden Knollen von Myrmecodia vor, in denen Miehe[1]) eine Maximaltemperatur von 33,2°, eine Minimaltemperatur am gleichen Tage von 23,1° beobachten konnte. Da diese Knollen nun wohl nicht dauernd der vollen Sonne ausgesetzt waren (wie Miehe angibt), kann die Erwärmung der Conchophyllum maximum-Blätter nach den erwähnten Abbildungen gewiß erheblich höher geschätzt werden; freilich tritt dann auch ein größerer Wasserverlust der Höhlung durch die Ausdehnung des stärker erwärmten Wasserdampfes ein, worauf ebenfalls Miehe hinweist.

Wieviel Wasser nun durch diese Kondensation den Pflanzen zur Verfügung steht, hängt, außer von den angegebenen Temperaturdifferenzen, die einmal als Durchschnittszahlen angenommen seien, von der

1) Hugo Miehe, Javanische Studien. Abh. d. Math.-Phys. Klasse d. K. S. Ges. d. Wiss. XXXII, Nr. 4, S. 330, Leipzig 1911.

Größe der Hohlräume ab, und da ergibt sich denn eine gewaltige Überlegenheit der für die Molukken eigentümlichen Formen Conchophyllum maximum und Polypodium imbricatum gegenüber dem kleineren, allgemein verbreiteten Conchophyllum imbricatum.

II.

Natürlich war bei einer wenige Jahre danach mit Ernst Stahl unternommenen Reise nach Mexiko die Aufmerksamkeit noch besonders darauf gerichtet, ob in den feuchteren Teilen der an der Grenze der Tropen gelegenen, von uns besuchten Gebiete des Landes etwa ähnliche Verhältnisse anzutreffen waren. Als derartige feuchtere Teile kamen, abgesehen von den später erst aufgesuchten Staaten Tabasco und Chiapas nur die tief in die Abhänge des Hochplateaus eingeschnittenen Barrankas in Betracht, die besonders von unserem Standquartier Jalapa aus wie in Mirador besucht werden konnten. Die Feuchtigkeitsverhältnisse basieren hier freilich weniger auf so großen und kräftigen Regenfällen. Wenn auch in den gegen den Passatwind gestellten Hängen der Berge, wie des Coffre de Perote bei Jalapa und des Orizaba bei Mirador, in den Regenmonaten Juni und September ganz ansehnliche Niederschläge zu verzeichnen sind, so sinken diese im übrigen Jahre auf wenige Millimeter herab. Zum Vergleich seien einige aus Hanns[1]) Klimatologie entnommene Zahlen angeführt:

	Verakruz	Cordoba	Mirador	Jalapa	Mexiko-City
	15 m Höhe	860 m	1100 m	1450 m	2278 m
Regen jährlich	1725 mm	2867 mm	2150 mm	1461 mm	588 mm.

Man sieht, mit der Entfernung vom Meere und dem Anstieg steigt die Regenmenge, um beim Übertritt auf die Hochebene sehr stark und plötzlich abzufallen. Fährt man von der Hauptstadt abwärts nach Verakruz, so sieht man an der Grenze des Plateaus eine dichte Nebelwand, die, vom Winde vorgeschoben, im Augenblick ihres Übertritts auf die von der Sonne erhitzte Ebene sich vollkommen auflöst, während es 100 m tiefer in Strömen regnen kann.

Einen gewissen Ersatz bietet ein oft sehr reichlicher Taufall, durch starke nächtliche Abkühlung begünstigt. Ich veranlaßte unseren Gastfreund in Mirador, Herrn Florentino Sartorius, dem auch die

1) Hann, Klimatologie. 3. Aufl., II, S. 322.

im Hann verzeichneten Daten über Mirador zu verdanken sind, und der lebhaftes wissenschaftliches Interesse besaß, zu einer längeren Beobachtung der Taumenge. Seine Mitteilungen darüber lauten: „23. Mai 1897. Meine Beobachtungen über Tauniederschläge auf Musablättern (der dort üblichen Schattenpflanze in den Kaffeeplantagen) setzte ich während zweier Monate fort. Sie hatten folgendes Ergebnis: Auf einem mittelgroßen Blatt wechselte die Taumenge, die in einer Nacht fiel, von 15—300 gr, auf einer Fläche von beiläufig 1 qm. Während zweier Monate, Februar und März, konnte ich nur 24 Messungen machen, 20 Nächte waren taufrei und 15 Regentage, die sich der Beobachtung entzogen. Die in den 24 Beobachtungen gemessene Taumenge betrug 1895 gr, was einen Durchschnitt von beinahe 79 gr für die Nacht ergibt. Da nun eine Musapflanze 15—20 qm auf ihrer Blattfläche repräsentiert, kann man annehmen, daß sie durchschnittlich 1185—1580 gr Wasser in einer Nacht kondensieren, wobei ein Maximum von 6 l freilich zulässig ist." Man erkennt, daß die Taumenge in dem regenarmen Lande (relativ für die niedere Breite und für die dort heimischen Kulturen) von ausschlaggebender Bedeutung sein kann, z. B. für die epiphytischen Tillandsien.

Als einziger Fund eines wirklichen Mantelepiphyten kommt ein Cereus in Betracht, der dem Cereus testudo nahe steht und in einer etwas feuchteren Barranka bei Rinconado (ca. 860 m) unterhalb von Jalapa, also etwa der Meereshöhe von Cordoba (vgl. Tabelle oben) entsprechend, angetroffen wurde (Fig. 2). Bezeichnend ist es vielleicht, daß wie bei den indischen Mantelepiphyten auch hier eine Sukkulentenform als Mantelorgan ausgebildet war. Der Stamm besaß fünf Rippen mit verhältnismäßig schwachen vierstrahligen Stacheln. An dem aufliegenden Teile der Pflanze, die im übrigen um den Stamm des Wirtsbaumes geschlungen war, zeigte sich in einem Falle (Fig. 1a) eine Rippe an der Unterseite in einer von den beiden benachbarten Rippen gebildeten mantelförmigen Wölbung, deren Ränder dem Wirtsbaume fest angepreßt waren. Von der nur schwach ausgebildeten umschlossenen Rippe gingen zahlreiche Wurzeln aus, die sich über die Oberfläche des Wirtsbaumes verbreiteten und vom Mantel geschützt waren. In einem anderen Falle (Fig. 1b) waren auf der Unterseite zwei Rippen vorhanden, und die beiden benachbarten lagen flach auf der Oberfläche des Wirtsbaumes ausgebreitet. Es dürfte fraglich sein, ob hier ein anderer Vorteil für die Pflanze nachweisbar sein würde, als der Schutz, der den Wurzeln zuteil wird. Die Unterschiede in der Ausbildung der freien und der aufliegenden Rippen sind beachtenswert.

Damit sind wir nun den anderen Formen näher gekommen, welche abweichend gestaltete Jugendblätter mit dem Schutze der an

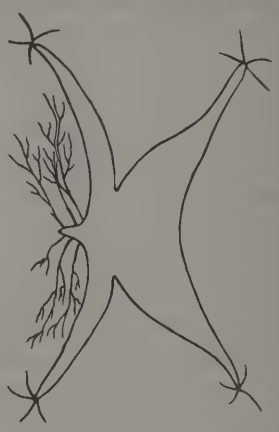


Fig. 2a. Cereus testudo? Mantelförmiges Stück, hohl dem Stamm anfliegend. Der Querschnitt läßt die Wölbung des Stammes und den seinen Wurzeln gewährten Schutz besonders deutlich hervortreten. ca. $^1/_2$: 1. Gez. von R. Zander.

Fig. 2b. Cereus testudo? Ein anderes Stück desselben Stammes; zwei Rippen der flachen Unterseite sind sehr reduziert, drei Rippen normal ausgebildet. $^1/_2$: 1. Gez. von R. Zander.

Baumstämmen oder Mauern emporwachsenden Wurzeln betraut haben, den Wurzelkletterern. Hier ließen sich zahlreiche Formen anführen.

von unserem einheimischen Efeu angefangen, Ficus stipulata, die gewöhnliche Auskleidung unserer feuchten Gewächshäuser, Marcgravia-Arten und zahlreiche Araceen. Man ist sich jetzt wohl darüber einig, daß diese Jugendblätter[1]) phylogenetisch jüngere Anpassungsformen sind, und daß z. B. die am blühenden Efeustamm stehenden Blätter der normalen, auch in den ersten auf die Kotyledonen folgenden Blätter sich zeigenden Form entsprechen.

Fig. 3. Marcgravia spec. mit Jugendblättern am Kletterspross und Folgeblättern an den abstehenden Zweigen.

Aus der nebenstehenden, am natürlichen Standort aufgenommenen Abbildung von Marcgravia geht dies Verhalten ja gut hervor (Fig. 3). Der emporkletternde abgehauene Stamm besitzt mehrere Seitenzweige, die frei in den Wald ragen und gestielte Blätter — die normale Form — zeigen, während aus dem verletzten Stamm ein neuer kletternder Sproß hervorgegangen ist, der die ungestielte, mantelförmige Anpassungsform trägt, die dem Wurzelschutz so trefflich zu dienen vermag.

In einzelnen Fällen [Pothos celatocaulis, Ficus stipulata[2])] ist nun zwar diese kletternde Form wohlbekannt und in allen Warmhäusern zu finden, aber die normale Form zeigt sich nur selten oder ist bisher unbekannt. Sie tritt auch an recht alten meterlangen Individuen nicht auf. Das ist z. B. der Fall mit Pothos celatocaulis (Fig. 4a). Nun war mir bei einem Besuch der Heidelberger Gewächshäuser ein Exemplar dieser Pflanze aufgefallen, das in seinem oberen Teil sich von

1) K. Goebel, Organographie der Pflanzen. II. Aufl. I, 1913, S. 389. Abb. von Araceen. — G. Karsten, Lehrbuch der Biologie. Nußbaum, Karsten, Weber. II. Aufl. 1914, S. 224, Abb. von Marcgravia.

2) Die Folgeblätter von Ficus stipulata sind nicht ganz selten, z. B. sah ich sie an einem Exemplar, das am Gardasee in einer geschützten Grotte wuchs. In Gewächshäusern dürften sie nicht oft auftreten.

der Wand abgewandt hatte und eine andere Blattform trug. Vor allem war ein deutlicher Stiel zu erkennen. Auf meine Bitte sandte mir der damalige Direktor des Instituts, Professor Pfitzer, diesen Sproß zu, so daß ich ihn untersuchen und zeichnen lassen konnte (Fig. 4b). Die Spreitenform dieser also wohl normalen Blattform ist durch eine kurz ausgezogene Spitze und eine Vorwölbung der beiden Basallappen

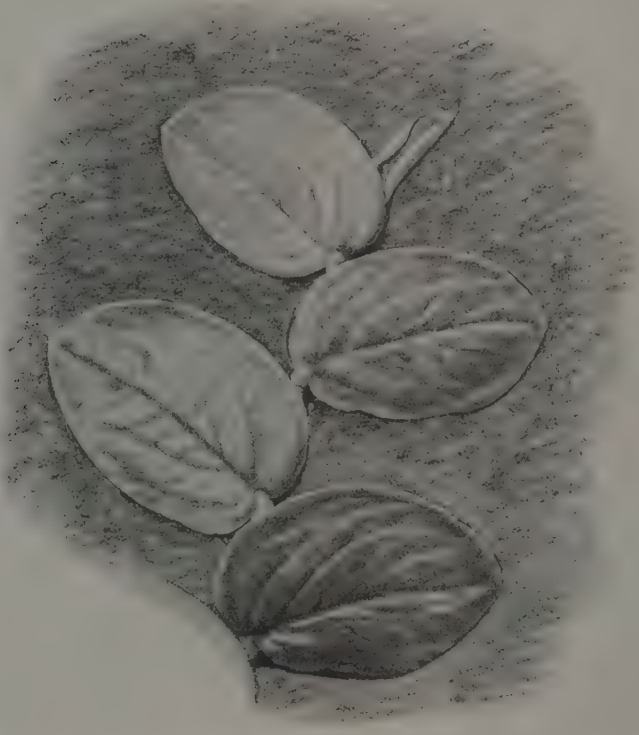


Fig. 4a.

Fig. 4. Pothos celatocaulis. a Jugendform, der Wand anliegend. Gez. von P. Klemm. b Folgeblätter, von der Wand abgekehrt frei in der Luft wachsend. Gez. von J. Fürst.

neben dem Stielansatz von dem fast stengelumfassenden Blatt des Kletterssprosses verschieden. Die abwärts gekehrte Lage der Spreite entspricht dem normalen Verhalten kletternder Araceen. Die Oberfläche ist glatt und nicht so benetzbar wie die der Jugendform. In meiner damaligen (1896) Aufzeichnung finde ich die Bemerkung, daß die Jugendblätter zwischen durch, wo der Sproß sich der Wand genähert

hat, wieder eingeschoben wurden. Es ist also auch hier wie bei Marcgravia ein Übergang der einen Blattform in die andere erzielbar, wenn auch bei Pothos celatocaulis offenbar besondere Umstände notwendig sind,

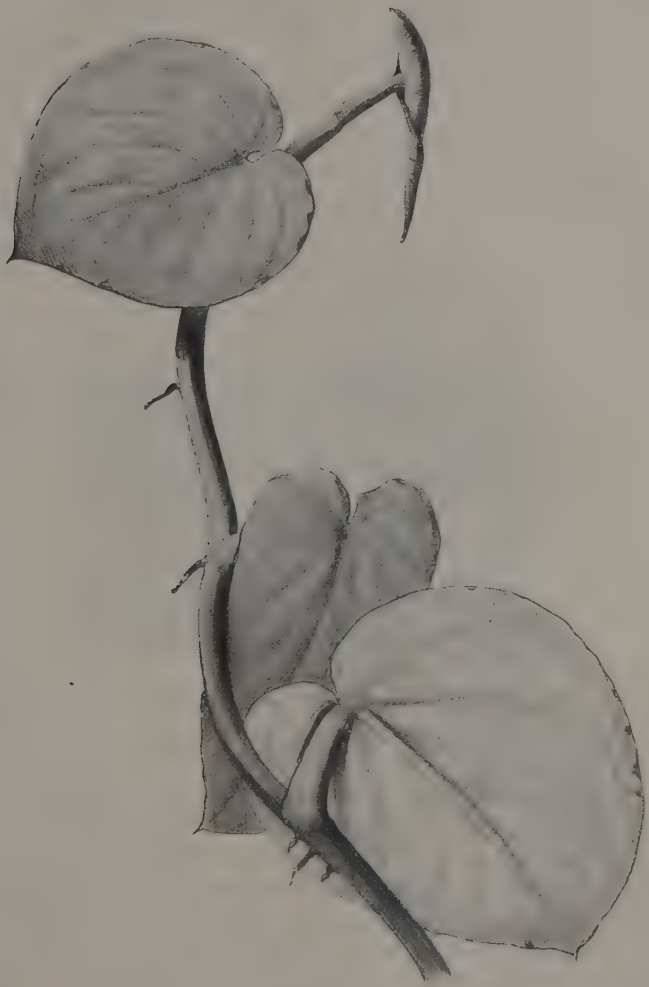


Fig. 4b.

um die Folgeblätter zunächst einmal überhaupt zu erhalten. Dieses alte Exemplar existiert nach freundlicher Mitteilung von Herrn Professor Jost in Heidelberg leider nicht mehr. Auch scheint die Form nirgends

mehr aufgetreten zu sein, da Goebel[1]) sie ausdrücklich als unbekannt erwähnt.

Geht man über die eng gezogenen Grenzen der ihre Wurzeln durch Mantelblätter schützenden Wurzelkletterer hinaus, so fällt besonders in niederen Breiten auf, wie jeder Baumschatten den Boden vor den sengenden Strahlen der senkrecht darüber stehenden Sonne schützt, und wenn nach einer taufrischen Nacht oder einem Regenschauer außerhalb des Schattenbereichs die Erde staubtrocken geworden ist, bleibt im Baumschatten immer noch Feuchtigkeit auch in den oberen Bodenschichten erhalten. In besonderer Weise entsprechen dem die Schirmbäume, die das ihren Wurzeln zur Verfügung stehende

Fig. 5. Schirmakazien auf einer trockenen Hochfläche unterhalb Jalapa.

Areal um so besser schützen, je niedriger sie bleiben. Besonders läßt es sich an den niedrigen Schirmakazien bemerken, wie sie auf den vom Passatwind überwehten trockenen Hochflächen Mexikos in Menge zu finden sind. Diese Akazien mit oft tadellos gerundeter Krone (Fig. 5) erheben sich mit ihrem kaum über 1 m hohen Stamm nur wenig über die Bodenoberfläche. Nach Mitteilung des schon genannten genauen Kenners von mexikanischen Pflanzenformen und ihren Wachstumsbeziehungen besitzen diese Schirmakazien schnelles Wachstum, ein weiches Holz und dabei ein dicht unter der Oberfläche hinkriechendes Wurzelsystem, während die mehr gerade aufgerichteten Akazien[2]) Pfahl-

1) K. Goebel, Organographie. II. Aufl., l. c.

2) Wie Acacia spadicigera, vgl. H. Schenck, Die myrmekophilen Akacia-Arten. 1914, Englers Jahrb. 50, S. 457.

wurzeln und hartes Holz zeigen. So ist also hier die Schirmform der Krone für den Schutz der Wurzeln kaum minder notwendig, wie diejenige der Jugendmantelblätter für die Kletterwurzeln der Araceen und ähnlich organisierter Formen.

Daß man diesen Wurzelschutz in sehr viel weiterem Maße bei einheimischen Rosettenpflanzen, wie Plantago, oder in größerem Maßstab bei jeglichem Wald würde nachweisen können, sei nur beiläufig erwähnt.

Nachträglicher Zusatz.

Nachdem dieser Aufsatz lange abgeschlossen war, ersehe ich aus der mir jetzt erst zu Gesicht gekommenen Österr. Bot. Zeitschrift, LXXIII, 4—6, Wien, S. 73, daß von Fr. Knoll eine weit vollständigere Entwicklung von „Pothos celatocaulis“ nach einem Prager Gewächshausexemplar gegeben werden konnte. Die Pflanze wäre danach mit Raphidophora celatocaulis Fr. Knoll (= Pothos celatocaulis, N. E. Brown, Gardners Chronicle XIII, p. 200) zu identifizieren.

1. August 1924. G. Karsten.

Über die sogenannten Pollenblumen und die Ausbeutestoffe der Blüten.

Von **O. Kirchner.**

In der von Hermann Müller (**18**, 479 ff.) 1881 zunächst für die Alpenblumen aufgestellten und seitdem sehr allgemein angenommenen Einteilung der Entomogamen in sieben Blumenklassen bilden die Pollenblumen (Po) die erste, da Müller von ihnen annahm, daß sie auf der niedersten Anpassungsstufe stehen. Sie sind dadurch gekennzeichnet, daß sie, den verschiedenartigsten Besuchern zugänglich, diesen als Ausbeute nichts anderes als den durch seine Klebrigkeit zum Anhaften geeigneten Pollen, insbesondere keinen Nektar darbieten. Typische Vertreter dieser Blumenklasse sind u. a. die Papaveraceen, die Gattungen Anemone, Paeonia, Rosa. Für die zuletzt genannte wurde zwar bisweilen die Absonderung geringer Nektarmengen auf dem Diskus angegeben (**1**, 41 und 114; **13**, II, 1, 352), aber mit Recht sagt J. Schwertschlager (**23**, 1): „Keine Rosenart Mitteleuropas besitzt in ihrer Blüte wahre, nach außen Nektar absondernde Nektarien, insbesondere nicht am Diskus. Dagegen besitzen alle untersuchten Arten Blüten, deren Gewebe mehr oder weniger reich an reduzierendem nektarähnlichem Zucker sind". Auch ich habe an 48 von den im Münchener botanischen Garten gezogenen einheimischen und ausländischen Rosa-Arten vergeblich nach einer Spur von frei abgesondertem Nektar gesucht.

Die Darbietung von Pollen, von dem eine gewisse Menge den Besuchern zum Opfer fällt, macht es verständlich, daß diese typischen Pollenblumen eine große Zahl von Staubblättern enthalten. Auch ist es wohl nicht zu bezweifeln, daß die Eigentümlichkeit mancher Pollenblumen — wie zahlreicher Gattungen der Melastomataceen (Acisanthera, Amphiblemma, Arthrostemma, Barthea, Centradenia, Dicellandra, Dichaetanthera, Diplectria, Dissotis, Fordiophyton, Gymnagathis, Heterocentron, Marumia, Medinilla, Melastoma, Monochaetum, Oxyspora, Rhynchanthera u. a.), der Commelinaceen-Gattungen Tinantia und Commelina, vieler Arten von Cassia, der Solanum-Arten aus den Sektionen Nycterium und Normania —, verschiedene Staubblätter in derselben Blüte zu enthalten, so gedeutet werden darf, daß eine Diffe-

renzierung der Staubblätter in solche, die den zur Bestäubung nötigen Pollen liefern, und solche, die den Besuchern zur Anlockung oder zum Anklammern dienen oder ihnen Nahrung bieten, eingetreten und damit die höchste Stufe der Pollenblumen erreicht ist.

Daß die als Pollenblumen zusammengefaßten Blüten keine einheitliche Gruppe bilden, auch nicht als ursprüngliche und Ausgangsformen für die höher entwickelten nektarhaltigen Entomogamen aufgefaßt werden können, hat neuerdings E. Werth (**28**) betont. Er zieht aus seinen kritischen Betrachtungen den Schluß (**28**, 164), daß die Pollenblumen ebenso wenig wie die Anemogamen unter den Angiospermen primitive Formen in stammesgeschichtlichem Sinne darstellen, sondern als sekundär durch Reduktionen entstandene Typen zu bewerten sind. Eine solche Reduktion nimmt Werth nicht nur für die „Kolbenblumen", sondern gerade auch für die eigentlichen Pollenblumen an; für Spezialisationstypen hält er nektarlose „Röhrenblumen" wie Erythraea und Orchis, und nektarlose „Fahnenblumen", wie zahlreiche Papilionaceen, einige Pirolaceen und die vorher genannten heterantheren Blumen. Es ist zwar m. E. sehr mißlich, die Bestäubungseinrichtungen zum Ausgangspunkt stammesgeschichtlicher Spekulationen zu nehmen, weil sie ohne Zweifel weitgehende jüngere Umprägungen der phylogenetisch entwickelten Typen darstellen, aber sicher ist, daß die sogenannten Pollenblumen nicht als in sich geschlossene und zugleich niederste Klasse im Verlauf der Fortentwicklung der Blumenklassen aufgefaßt werden können. Das ergibt sich schon aus ihrem Auftreten an sehr verschiedenen Stellen des Systemes der Blütenpflanzen.

Zu dieser inneren Ungleichartigkeit der Gruppe der Pollenblumen kommt nun noch nicht selten eine gewisse Schwierigkeit, richtig zu beurteilen, ob eine nektarlose, aber nicht anemogame Blüte als Pollenblume zu bewerten ist. Sie liegt darin, daß unter derartigen Blüten sich zahlreiche finden, die nur wenige Staubblätter besitzen, spärlichen Pollen enthalten und wegen ihrer Unscheinbarkeit wenig Insektenbesuch empfangen, so daß auch die Beobachtung der Häufigkeit, der Art und des Benehmens der Besucher an ihnen keinen Aufschluß über ihre Blumenklassen-Zugehörigkeit gibt. Solche Blüten lassen sich aber oft als habituelle Selbstbefruchter erkennen und sollten deshalb aus den Klassen der Entomogamen überhaupt ausscheiden, wenn sie auch in ihrer Einrichtung nicht vollständig auf die Möglichkeit von Insektenbesuch verzichtet haben und ihnen solcher auch gelegentlich zuteil werden mag. Bei dem Bestreben der meisten älteren Blütenbiologen, in ihren Untersuchungen das Hauptgewicht auf die Fest-

stellung der für Fremdbestäubung günstigen Einrichtungen zu legen, sind trotz der Beobachtungen z. B. von Th. Meehan und G. Henslow die zahlreichen Fälle habitueller Selbstbestäubung nicht zu ihrem Rechte gekommen, aber es wäre an der Zeit, in einer Übersicht über die Bestäubungseinrichtungen auch diese Pflanzengruppe, die sich aus Angehörigen der verschiedensten systematischen Abteilungen und aus Verwandten der Mitglieder sehr verschiedener Blumenklassen zusammensetzt und sich deutlich als eine Reihe von Reduktionstypen erkennen läßt, als eine besondere Klasse hervortreten zu lassen. Scheiden sie aus den Entomogamen aus, so erfährt der Begriff der Pollenblumen wohl eine Förderung, ist aber noch nicht von allen Unklarheiten befreit.

Es können solche dadurch entstehen, daß manche Blüten nur unter bestimmten Umständen Nektar enthalten und, wenn sie unter anderen Umständen untersucht werden, für Pollenblumen, gelegentlich vielleicht gar für Windblütler gehalten werden müssen. So werden z. B. von den alpinen Androsace-Arten kleine Nektartröpfchen auf der Oberfläche des Fruchtknotens nach H. Müller (**18**, 357) nur bei günstigem Wetter abgesondert, „so daß man sehr häufig in den Fall kommt, sich in den Blüten vergeblich nach Honig umzusehen". Hierdurch erklären sich die verschiedenen Angaben, die in der Literatur über diese Blüten vorliegen. Die meisten Beobachter fanden den Nektar, Briquet (**2**, 69) konnte sich bei A. lactea L. und A. villosa L. von seinem Vorhandensein nicht überzeugen, während ich (**10**, III, 8 ff.) ihn bei diesen beiden Arten, wie auch bei A. Hausmanni Nym. auffand, dagegen bei A. maxima L. nicht mit Sicherheit wahrnehmen konnte. Von A. septentrionalis L. erwähnt H. Müller, daß die obere Fläche des Fruchtknotens abends honiglos, am Tage bei sonnigem Wetter mit Honigtröpfchen bedeckt war; ich konnte in den Blüten der im Hohenheimer botanischen Garten gezogenen Pflanzen (12. April 1893) keinen Nektar finden, bei Pflanzen des Münchener botanischen Gartens war solcher (12. Mai 1919) vorhanden. Eine andere Primulacee, Samolus Valerandi L., beschreibt J. Mac Leod (**14**, 447) als nektarlos, da er an der ringförmigen Drüse auf der gewölbten Oberseite des Fruchtknotens, die wie ein Nektarium aussieht, keine Ausscheidung auffinden konnte; und Knuth (**13**, II, 2. 325), der die Beobachtung von Mac Leod bestätigte, nennt jenen drüsigen Ring ein „Scheinnektarium". Von mir untersuchte Pflanzen des Hohenheimer botanischen Gartens (28. August 1909) ließen aber in ihren schwach protogynischen Blüten eine deutliche Nektarabsonderung in Form zahlreicher kleiner Tröpfchen auf der ganzen oberen grünen Scheibe des Fruchtknotens.

ähnlich wie bei Androsace, erkennen. Die verwandte Glaux maritima L., in deren kleinen rosafarbigen Blüten Knuth (**13**, II, 2. 325) niemals Nektar auffinden konnte, während nach Verhoeff (daselbst) in ihrem Grunde Honig in sehr geringer Menge abgesondert und geborgen wird, besitzt eine eigentümlich periodische Nektarproduktion, die sich nur auf den Jugendzustand der Blüten beschränkt. Die (von mir im Münchener botanischen Garten am 9. Juni 1923 untersuchten) Blüten sind, wie schon Skottsberg (**25**, 67) gefunden hat, schwach aber deutlich protogynisch. Ihre einfache, als Kelch gedeutete Blütenhülle breitet ihre fünf Zipfel ziemlich flach auf einen Durchmesser von etwa 6 mm aus, während der untere verwachsenblätterige Teil eine ungefähr halbkugelige Schüssel bildet; dieser Kelch hat auf seiner äußeren und inneren Seite (nicht bloß auf der inneren. wie es in den Beschreibungen heißt) eine helle rosa Farbe mit feinen rosenroten Pünktchen auf den Zipfeln. Im Grunde der Blüte steht der allmählich in den Griffel übergehende Fruchtknoten nebst den fünf mit den Kelchzipfeln abwechselnden rosenroten Staubblättern, deren Antheren sich nach dem Aufspringen ringsum mit gelbem Pollen bedecken. Beim Aufgehen der Blüte ist die Narbe bereits entwickelt und überragt die noch geschlossenen Antheren; erst nach dem völligen Ausbreiten des Kelches öffnen sich diese, und zugleich strecken sich die Staubblätter etwas, doch befinden sich auch jetzt die Antheren von der Narbe entfernt und etwas tiefer als sie. Die Nektarabscheidung erfolgt in Form sehr kleiner aber zahlreicher Tröpfchen auf der ganzen Oberfläche des Fruchtknotens, aber nur an jüngeren Blüten; an ihnen muß Insektenbesuch vorzugsweise Fremdbestäubungen herbeiführen. Der Besuch ist nach den vorliegenden Beobachtungen spärlich; ich sah mehrere Ameisen den Kopf in die Blüten stecken, wobei sie mit Pollen und Narbe in unregelmäßiger Weise in Berührung kamen.

Bei Polygonum aviculare L. konnte H. Müller (**15**, 178) keine Nektarabscheidung auffinden, obwohl er eine solche an den fleischig verdickten Basen der Staubfäden vermutete und die Schwebfliege Syritta pipiens L. ihren Rüssel zum Saugen in den Blütengrund senken sah; auch andere Beobachter erklären die Blüten für nektarlos (s. **13**, II, 2. 354 und III, 1. 274), und dennoch fand ich — vielleicht unter besonders günstigen Umständen — Nektartröpfchen an der Innenseite der Blütenhülle zwischen den flaschenförmig angeschwollenen Staubfäden bisweilen so reichlich, daß sie sich im Blütengrunde ansammelten. Auch E. Loew sah (nach hinterlassenen Aufzeichnungen) in den bei Sonnenschein vollständig geöffneten Blüten den Nektar deutlich im Blütengrunde, und

Silén (**24**, 130) beobachtete zahlreiche Schwebfliegenarten, die anhaltend an den Blüten saugten. Andere Beispiele für Ungleichmäßigkeit der Nektarausscheidung habe ich früher (**9**, 96—110) erwähnt, und die viel umstrittene Frage, ob die Blüten der Mistel (Viscum album L.) Nektar enthalten oder nicht (vgl. u. a. **26**, 368; **28**, 151, 155—157), löst sich einfach dadurch, daß auch sie sich unter verschiedenen Umständen in dieser Hinsicht ungleich verhalten.

Einer weiteren Untersuchung bedarf dagegen die Frage, wie sich verschiedene Iris-Arten hinsichtlich der Nektarausscheidung im Blütengrunde verhalten. Ich suchte vergeblich nach einer solchen bei Iris pumila L., I. variegata L., I. sambucina L., I. germanica L., I. florentina L. und I. pallida Lmk., muß aber dahingestellt sein lassen, ob sie bei diesen Arten überhaupt fehlt oder nur unter gewissen Umständen unterbleibt.

Bisweilen lassen sich die Verschiedenheiten in den Angaben über Vorhandensein oder Fehlen von Nektar auf Beobachtungsfehler zurückführen. Einem solchen muß ich es zuschreiben, wenn H. Müller (**15**, 213) die Blüten von Aruncus silvester Kost., vielleicht verleitet durch ihre Ähnlichkeit mit denen von Filipendula, für nektarlos erklärte, eine Angabe, die in das Knuthsche Handbuch kritiklos übernommen ist, obgleich schon Delpino (**4**, 96) ganz richtig angegeben hat, daß in den Blüten ein perigynischer honigführender Ring vorhanden ist. Ch. Robertson (**22**, VI, 437 und VII, 166) hat das später für die in Illinois untersuchten Pflanzen bestätigt und weist mit Recht darauf hin, daß die weiblichen Blüten, wenn sie keinen Nektar enthielten, den Insekten gar kein Genußmittel darbieten, oder vielmehr, wie er meint, daß sie dann gar nicht besucht werden würden. Ich kann die Nektarhaltigkeit der Blüten auch für die bei uns wachsenden Pflanzen bestätigen, da ich die Absonderung des Nektars auf dem Diskus sowohl der männlichen wie der weiblichen Blüten und den reichlichen Insektenbesuch, der ihnen zuteil wird, im Münchener botanischen Garten, in dem wegen seiner glücklichen Lage und seiner bewundernswerten Einrichtung Aruncus silvester sich unter vollkommen natürlichen Bedingungen entwickeln kann, beobachten konnte. Als Besucher stellte H. Müller (a. a. O.; **16**, 243; **18**, 213) 7 Käferarten, 2 Dipteren, 5 Apiden, 2 Sphegiden und 1 Vespide fest; außerdem werden in Knuths Handbuch (**13**, II, 1. 385) noch weitere 5 Apiden und 5 Sphegiden aufgeführt. Robertson zählt als Besucher 30 Käfer, 16 Hymenopteren, 4 Dipteren und 1 Rhynchoten auf und betont, daß er auf den Blüten unter den Besuchern einen größeren Anteil von

Käfern als auf irgendeiner anderen Blüte gefangen habe. Delpino war geneigt, die Blüten als an kleinere Bienen angepaßt anzusehen. Um zur Entscheidung der Frage nach den für die Bestäubung ausschlaggebenden Besuchern beizutragen, machte ich an den im Münchener botanischen Garten (Farnschlucht an dem diese durchfließenden Bach) gezogenen Pflanzen verschiedene Fänge, für deren freundliche Bestimmung ich Herrn Konservator Dr. Engel an der Münchener zoologischen Staatssammlung zu großem Dank verpflichtet bin. Am 11. Juni 1917 fing ich um 9 Uhr vorm. im Laufe weniger Minuten an männlichen Blütenständen einige Käfer, 5 Dipteren-Arten, darunter überwiegend häufig die Empide Rhamphomyia nigripennis Fb., und 3 Rhynchoten; an weiblichen Blütenständen, die viel weniger augenfällig sind, einige Käfer, 5 Dipteren, unter denen sich nur zwei Arten befanden, die auch die männlichen Blütenstände besuchten, aber in überwiegender Menge wieder Rhamphomyia nigripennis, und 1 Ichneumonide. Ein Versuch, festzustellen, ob die Tageszeit einen Einfluß auf die Art der Besucher hat, ergab durch einen am 19. Juni um $11^1/_2$ Uhr vorm. an weiblichen Blütenständen ausgeführten Fang die Ausbeute von sieben Käferarten, der Rhamphomyia, drei anderer Dipteren und einiger Wanzen. Sehr auffallend war der Einfluß des Standortes auf den Insektenbesuch, denn an weiblichen Pflanzen, die in der Systemabteilung des Gartens im hellen Sonnenlicht wachsen und die ich am 11. Juni 1917 überwachte, ließen sich fast gar keine Insekten sehen. Leicht verständlich ist es auch, daß mit dem Fortschreiten der Jahreszeit die Art des Insektenbesuches wechselte; das ergab sich aus einem Fange an einigen sehr verspätet noch blühenden männlichen Blütenständen des Standortes an der Farnschlucht vom 28. Juli 1917, der fast nur Käfer, und zwar Lathrobium sp. in überwiegender Mehrzahl und Meligethes aëneus L., außerdem nur noch eine Wanzenart lieferte. Hätte mir nur diese Beobachtung vorgelegen, so hätte ich zu dem Schluß kommen müssen, daß Aruncus silvester eine ausgesprochen käferblütige Pflanze sei, was ja auch Robertson anzunehmen geneigt ist. Die Vermutung Delpinos wurde durch meine Beobachtung der Insektenbesuche nicht bestätigt; man wird vielmehr als wirksamste Bestäuber die Dipteren, die ihren Standort mit dem von Aruncus teilen, vor allem die Empide Rhamphomyia nigripennis ansehen dürfen.

Für eine Anzahl von Arten ist es bis jetzt unentschieden geblieben, ob ihre Blüten Nektar, vielleicht auch ein anderes Genußmittel für Insekten, wie in Geweben eingeschlossenen süßen Saft, genießbare Trichome oder Gewebe, enthalten, oder ob sie zu den Pollenblumen zu

stellen sind, z. B. für Verbascum-Arten, Erythraea, Anagallis. Bei anderen, die sich in der Regel als nektarlos herausstellten, wurde vereinzelt Nektarabscheidung beobachtet; so gibt Bonnier (**1**, 141) für die sonst ganz allgemein als typische Pollenblume angesehene Anemone nemorosa L. an, daß der Blütenboden zwischen den Einfügungsstellen der Staubblätter aus kleinen Papillen unter besonders günstigen äußeren Umständen sehr kleine Tröpfchen einer zuckerhaltigen Flüssigkeit absondere; und etwas Ähnliches schließt Ch. Robertson (**22**, VII, 153) für Hepatica acutiloba DC. aus dem Benehmen der besuchenden Insekten, obwohl ihm der Nachweis von frei abgesondertem Nektar nicht gelang. Bei der Übereinstimmung, mit der die Arten der Gattung Cistus, ebenso wie die von Helianthemum, als typische Pollenblumen angesehen werden, war ich überrascht, in den Blüten von Cistus creticus L. die Abscheidung von freiem Nektar zu finden. Ich stellte zuerst an Gewächshauspflanzen des Hohenheimer botanischen Gartens fest, daß der in einen gekerbten Rand ausgehende und eine schmale, den Fruchtknoten umgebende Rinne bildende Diskus, welchem die Staubblätter eingefügt sind, an seinem schmalen oberen Rande, auf dem keine Staubblätter mehr stehen, spärliche Nektartröpfchen absondert; dieselbe Beobachtung konnte ich an Pflanzen der botanischen Gärten von München und Erlangen wiederholen. K. Fritsch, der (**7**, II, 35) die Blüteneinrichtung dieser Pflanze eingehend untersucht hat, rechnet sie zu den Pollenblumen und hat wahrscheinlich nicht nach Nektar gesucht. Dagegen fand ich in den Blüten von C. albidus L. (bei Ventimiglia, 1. April 1903), die sich auf einen Durchmesser von 6 cm ausbreiten, duftlos und homogam sind, keinen Nektar. Für Cistus-Arten der Sektion Ledonia Dun. mit weißen Blüten gibt Delpino (**4**, 94), ohne die Arten anzuführen, an, daß der verdickte und drüsige Nagel der Kronblätter honigführend sei. Ich fand bei dem in diese Sektion gehörenden C. salviaefolius L. bei Locarno (23. Mai 1896) und bei Bordighera (3. April 1903) ebensowenig Nektar wie Knuth (**12**, 7) auf Capri und M. Rikli (**21**, 40) auf Korsika; und der zuletzt Genannte schildert (**21**, 39) auch den ebenfalls in diese Sektion gehörigen C. monspeliensis L. als nektarlos.

Von Bedeutung für die Bewertung der Pollenblumen als Blumenklasse ist es, daß auch sonst innerhalb solcher Gattungen, die bisher als nektarlos und typische Pollenblumen aufgefaßt worden sind, einzelne Arten oder Gruppen von Arten auftreten, deren Blüten Nektar enthalten. Von der Anführung bereits bekannter Beispiele hierfür soll abgesehen und nur die Beschreibung der betreffenden Verhältnisse bei den beiden Gattungen Hypericum und Lysimachia gegeben werden.

In der Gattung Hypericum (einschl. Androsaemum) ist das Vorkommen von Nektarabsonderung bisher nur für die Blüten von H. hircinum L. (**10**, II, 31) sicher festgestellt worden. A. Engler (**5**, 201) sagt: „Nur die wenigen Arten der Sektionen Triadenia und Elodes sind am Grunde ihrer Blumenblätter mit Schüppchen versehen, welche von R. Keller für Nektarien erklärt werden. Bei denselben Arten kommen außerdem zwischen den Bündeln der Staubblätter stehende drüsenartige Gebilde vor, die wahrscheinlich Staminodien sind und vielleicht auch als Nektarien fungieren. Doch ist hierüber ebensowenig bekannt, wie . . . .“ R. Keller selbst bezeichnet auch in seiner Bearbeitung der Gattung (a. a. O. 208) die bei den vier Sektionen Triadenia, Adenotrias, Elodes und Elodea vorhandenen hypogynen Drüsen als fragliche Staminodien, die bei Elodes vorkommenden Schüppchen als Nektarien. Dagegen gibt K. Fritsch (Exkursionsflora für Österreich. 2. Aufl. 1909, 411) für H. helodes L. an: „Zwischen den drei Staubblattbündeln drei Honigdrüsen“. Somit erscheint eine Klärung dieser Frage wünschenswert.

Die Blüteneinrichtung von H. helodes ist bisher noch nicht untersucht worden, denn auch J. Mac Leod (**14**, 226) beschränkt sich darauf, die Angaben Englers zu wiederholen. Nur bei Errera und Gevaert (**6**, 100) findet sich die Angabe, die Blüten seien gewissermaßen hemikleistogam oder eventuell kleistogam, da die Kronen sich nur selten zu öffnen schienen. An den im Münchener botanischen Garten gezogenen Pflanzen, die gegen Mitte Juli (1917) blühten, fand ich anfänglich immer nur entweder Blütenknospen oder verblühte Blüten, was die Angabe von Errera und Gevaert zu bestätigen schien; dann stellte sich aber heraus, daß die Blüten zu einer ungewöhnlichen Zeit geöffnet sind, nämlich nur von 4 Uhr nachm. an bis gegen Abend. Auch dann legten sich ihre goldgelben, mit dunklen Längsadern gezeichneten, 11 mm langen, im oberen Teil 4 mm breiten Kronblätter nicht weit auseinander, sondern schlossen mit ihren unteren Teilen trichterförmig zusammen, während sie sich oben flach ausbreiteten oder etwas nach außen bogen. In dieser Lage werden die Kronblätter durch die aufgerichteten Kelchblätter festgehalten, welche eine Länge von 4, eine Breite von $1^1/_2$ mm haben und grün gefärbt, rötlich überlaufen und an den Rändern mit roten Stieldrüsen besetzt sind. Die drei Staubblattbündel bestehen aus je 4—5 einzelnen und an ihren unteren Enden weit miteinander verwachsenen Staubblättern. Diese spreizen sich nicht auseinander, sondern stehen ziemlich aufrecht, sind etwa 6 mm lang und haben hellgrüne Filamente und goldgelbe An-

theren. Der schlanke hellgrüne, $3^1/_2$ mm hohe Fruchtknoten geht in drei je $2^1/_2$ mm lange hellgrüne, etwas auseinandergespreizte Griffel über, deren weißliche Narben sich ungefähr in gleicher Höhe mit den Antheren befinden, so daß spontane Selbstbestäubung in den Blüten wohl unvermeidlich stattfinden muß. Doch ist beim Beginn des Blühens Fremdbestäubung bei eintretendem Insektenbesuch, über den aber nichts bekannt ist, dadurch begünstigt, daß die Antheren sich erst einige Zeit nach dem Aufgehen der Blüte öffnen, während die Narben sogleich belegungsfähig sind. Im Blütengrunde sammelt sich Nektar an, und dieser wird an der Spitze der drei goldgelben kleinen Drüsen abgesondert, welche mit den Staubblattbündeln abwechselnd an der Fruchtknotenbasis stehen. Sie sind ungestielt, $^1/_2$—$^3/_4$ mm lang, ähneln in ihrer Gestalt einer kleinen Anthere und sind von der Fruchtknotenwand frei. Die vor dem Grunde eines jeden Kronblattes stehenden Schüppchen sind gelb, von schmaler Gestalt, im oberen Teile gezähnt und etwas über 2 mm lang; sie scheiden keinen Nektar ab, sondern legen sich derart an den Fruchtknoten an, daß der enge Blütengrund durch sie in fünf zwischen ihnen liegende Kanäle von rundlichem Querschnitt zerlegt wird, die zum Nektar im Blütengrund führen. So ist diese Blüte innerhalb der Verwandtschaft von ausgeprägten Pollenblumen zu einer Nektarblume mit tief geborgenem Nektar (Blumenklasse B) geworden, bei der Hand in Hand mit der Nektarabsonderung der röhrige Zusammenschluß der Kelch- und Kronblätter und eine erhebliche Verringerung der Zahl der Staubblätter gegangen ist.

Aus der Sektion Triadenia der Gattung Hypericum, deren sämtliche Arten heterostyl dimorph sind, konnte ich H. heterostylum Parl. untersuchen, welches im Münchener botanischen Garten in beiden Blütenformen gezogen wird. Die Blüteneinrichtung ist der von H. helodes sehr ähnlich, nur befinden sich am Grunde des Fruchtknotens fünf Drüsen, welche reichlichen Nektar absondern. Der hellgrüne aufgerichtete Kelch besteht aus fünf ganzrandigen, 5 mm langen Blättern, unter denen sich noch zwei kurze grüne Blättchen befinden. Die Krone ist trichterförmig geöffnet, ihre 10 mm langen, oben 5 mm breiten, goldgelben, im unteren Teile mit Längsadern versehenen Blätter schließen unten röhrenförmig zusammen, während sie sich in der oberen Hälfte ziemlich flach bis auf einen Durchmesser von 13 mm ausbreiten; an ihrem Grunde stehen fünf schmale, $2^1/_2$ mm lange Schuppen, die nichts aussondern, sondern den Blütengrund wieder, indem sie sich nach innen gegen die Staubfäden neigen, in fünf Nektarzugänge zerlegen. Mit den Kronblättern abwechselnd stehen im Blütengrunde die fünf eiförmigen

gelben, etwa 1 mm langen Nektardrüsen, deren Absonderung den ganzen Blütengrund bis zu 2 mm Höhe anfüllt. Die drei Staubblattbündel bestehen aus je 13 Staubblättern und sind steif aufgerichtet, so daß die antherentragenden Äste bäumchenförmig, ähnlich wie bei Malva, dicht beisammen stehen. Der hellgrüne, 3 mm hohe Fruchtknoten trägt drei fadenförmige Griffel mit kopfigen Narben. In der langgriffeligen Form sind die Griffel 4 mm lang, spreizen sich fast gar nicht auseinander und ragen über die Antheren hervor, deren unterste sich etwa 3 mm oberhalb des Blütengrundes befinden. Bei dieser Form öffneten sich die Antheren erst einige Zeit nach dem Aufgehen der Blüte, so daß im Anfang des Blühens ein kurzer weiblicher Zustand vorhanden ist. In der kurzgriffeligen Form haben die Staubblattbündel eine Höhe von 8 mm, die Griffel sind nur 1 mm lang und spreizen sich so weit auseinander, daß ihre Narben sich zwischen den drei Staubblattbündeln in einer Höhe von etwa 3 mm oberhalb des Blütengrundes herausbiegen. Unterschiede in der Größe der Pollenkörner und der Narbenpapillen sind zwischen den beiden dimorphen Formen nicht vorhanden.

Allen übrigen Sektionen der Gattung Hypericum fehlen Nektardrüsen, und nur bei H. hircinum L. werden zwischen den Basen der Staubfäden kleine, aber zahlreiche Nektartröpfchen ausgeschieden. Von den sehr zahlreichen Arten mit nektarlosen Blüten seien hier nur noch zwei in Deutschland einheimische erwähnt, deren Blüteneinrichtung bisher noch nicht beschrieben worden ist, H. coris L. und H. Richeri Vill. Die erste Art (beobachtet im Münchener botanischen Garten, 15. Juni 1917) hat hellgrüne, 4 mm lange, $1^1/_4$—$1^1/_2$ mm breite, an den Rändern mit kohlschwarzen glänzenden kugeligen Drüsen besetzte Kelchblätter; die goldgelben, 12 mm langen, 6 mm breiten Kronblätter breiten sich wagerecht zu einem 5strahligen Stern von 22 mm Durchmesser auseinander. Die goldgelben Staubblätter bilden drei Bündel zu je etwa 11 und werden von außen nach innen kürzer, die äußersten sind 11, die innersten 6 mm lang; sie spreizen sich weit auseinander. Die drei auf einem 3 mm hohen gelblichweißen Fruchtknoten stehenden 8 mm langen goldgelben Griffel legen sich so weit auseinander, daß ihre Endhälften seitlich und unterhalb der Antheren aus der Masse der Staubblätter hervorstehen; deshalb kann in der offen stehenden Blüte nur zufällig spontane Selbstbestäubung eintreten, wenn etwas von dem abbröckelnden goldgelben Pollen auf eine der kleinen rotbraunen Narben herabfällt. H. Richeri Vill. (beobachtet im alten Münchener botanischen Garten, 13. August 1895) hat keine Möglichkeit zu spontaner Selbstbestäubung. Die goldgelbe Krone breitet sich flach auf einen Durch-

messer von 18—20 mm aus. Die drei Griffel spreizen sich weit auseinander, sind aber so kurz, daß die auf ihrer Spitze stehenden roten Narben nicht bis an die gleichzeitig mit ihnen geschlechtsreifen Antheren reichen. Letztere sind gelb mit einem schwarzen Punkt auf dem Scheitel und stehen auf auseinandergespreizten gelben Filamenten. Auch beim Verblühen kommen die Narben mit den Antheren nicht in Berührung.

Etwas anders als bei Hypericum liegen die Verhältnisse bei der Gattung Lysimachia (einschließlich Steironema Rafin. und Naumburgia Mönch), weil den nektarlosen Blüten die Vielzahl von Staubblättern fehlt, die ein Hauptmerkmal typischer Pollenblumen ist. Da sich aber anderweitige Stoffe, die man als Genußmittel für besuchende Insekten ansehen könnte, bis jetzt nicht haben nachweisen lassen, so pflegen sie dieser Blumenklasse zugeteilt zu werden. Wie ich an anderer Stelle (**10**, III, 12f.) mitgeteilt habe, sind als solche Genußmittel bald Nektar, bald die bei vielen Arten auf Krone und Staubfäden sitzenden Drüsen in Anspruch genommen worden. Aber Vauchers Angaben (**27**, III, 724) über die Nektarabsonderung im Blütengrunde von L. ephemerum, dubia, vulgaris, stricta, intermedia und atropurpurea sind später ebensowenig bestätigt worden, wie diejenige von G. Bonnier, daß bei L. vulgaris Nektar vom Fruchtknoten ausgeschieden werde. Ich selbst habe (a. a. O.) über eine Beobachtung an L. nemorum berichtet, wonach ich im Kronengrunde die Ausscheidung winziger Tröpfchen bemerkte, die ich für Nektar hielt. Seitdem habe ich in den verschiedensten Gegenden jede Gelegenheit benützt, um diese Beobachtung nachzuprüfen, konnte sie aber nie mehr bestätigen. Ich muß deshalb annehmen, daß ich mich damals (Pfänder bei Bregenz am frühen Morgen) durch Tautröpfchen, die sich in den Blüten niedergeschlagen hatten, habe täuschen lassen, und daß L. nemorum, in deren Blüten auch keine Drüsen vorhanden sind, als Pollenblume anzusehen ist. Die erwähnten Drüsen sind bald als Ausscheidungsorgane von Nektar (Vaucher), bald als unmittelbare Genußmittel für die Besucher in Anspruch genommen worden, ohne daß diese Ansichten durch genauere Untersuchungen und Beobachtungen gestützt wären. Ich habe diese Trichome bei L. punctata L. und L. vulgaris L. untersucht. Bei L. punctata finden sich auf dem Fruchtknoten sehr kurz gestielte farblose Köpfchenhaare mit zweizelligem Stiel und vierzelligem Köpfchen, dessen Zellen einen farblosen krümeligen Inhalt und eine am Scheitel kappenförmig verdickte Membran besitzen, aber keinerlei Ausscheidung zeigen. Auf der Innenseite der Krone und auf der Staubfadenröhre sitzen Drüsenhaare, deren farbloser Stiel aus

1—2 Zellen besteht, während sich das etwas flach gedrückte Köpfchen aus einer Lage ziemlich hoher Zellen mit hellgelbem krümeligem Inhalt zusammensetzt; auf der Außenseite des Köpfchens hängen farblose Öltröpfchen. Nichts im Bau dieser beiderlei Drüsen deutet darauf hin, daß sie den Insekten ein Nahrungsmittel darböten, etwa „Futterhaare" wären. Bei L. vulgaris ist die Innenseite der Krone überall, am Grunde dichter, mit gelben Köpfchenhaaren besetzt, und eben solche Haare sitzen auf der Außenseite der Staubfäden und auf dem Scheitel des Fruchtknotens. Sie sind von einem ganz ähnlichen Bau wie die von L. punctata, und ihr glänzendes Köpfchen ist mit farblosen Öltröpfchen bedeckt; auch sie machen weder den Eindruck von nektarabscheidenden Organen, noch von Futterhaaren.

Tatsächlich wird aber in den Blüten von L. barystachys Bge., L. ephemerum L. und wahrscheinlich auch noch anderer Arten aus der Sektion Ephemerum, zu der auch L. atropurpurea L. gehört, Nektar abgesondert und ist im Kronengrunde deutlich zu erkennen. Bei L. barystachys, die im Münchener botanischen Garten gezogen wird, stehen die weißen Blüten in einer dichten aufrechten, am Gipfel nickenden Traube und enthalten in dem Raume zwischen dem Grund der Krone und des Fruchtknotens Nektar. Der Grund der verhältnismäßig langen Kronröhre sieht auf der Innenseite etwas wulstig aus und ist hier mit dicht gedrängt nebeneinanderstehenden kurzen Köpfchenhaaren besetzt, die von einer glänzenden Flüssigkeitsschicht bedeckt sind, also jedenfalls den Nektar absondern. Ähnliche, aber länger gestielte Köpfchenhaare finden sich mehr zerstreut auch auf dem übrigeü Teil der Innenseite der Kronröhre und auf den Staubfäden. Der grünlichweiße Griffel besitzt unterhalb seines oberen Endes eine Verdickung, die mit orangeroten Knötchen besetzt ist. Die Blüten sind schwach protogynisch; die grünlichweiße Narbe sondert sogleich beim Aufgehen der Blüte reichlich Flüssigkeit ab, während die hellvioletten Antheren erst aufspringen und sich mit weißem Pollen bedecken, wenn sich die Krone völlig ausgebreitet hat. Die weißen, ebenfalls zu Trauben zusammengeordneten Blüten von L. ephemerum haben eine ganz ähnliche Nektarabsonderung; ihre sehr kurze Kronröhre ist am Grunde ebenfalls wulstig durch die Besetzung mit dicht nebeneinander gedrängten drüsigen Haaren.

* * *

Überblickt man die hier geschilderten Beispiele für Übergänge von Pollenblumen zu Nektarblumen, die sich leicht noch erheblich vermehren ließen, so entsteht die Frage, ob die Wertung der Pollen-

blumen als einer selbständigen Blumenklasse noch gerechtfertigt ist. Zwar hat es weder etwas Befremdliches, daß Übergänge zwischen verschiedenen Blumenklassen vorhanden sind, noch daß die Blüten systematisch nahe verwandter Pflanzenarten in verschiedene Blumenklassen eingeordnet werden müssen, und für beides sind auch sonst zahlreiche Fälle bekannt. Aber dem Fehlen oder Vorhandensein von Nektar ist doch ein zu großes Gewicht beigelegt, wenn die nektarlosen Entomogamen den nektarführenden als eine Hauptklasse gegenübergestellt werden. Das ist erklärlich aus der Anschauung von H. Müller, daß die Absonderung und Bergung von Nektar in den Blüten den Anstoß zu weitgehenden Anpassungen der Blumen und ihrer Besucher aneinander gegeben habe und nektarlose Blüten eine entschieden niedere und ursprünglichere Ausbildungs- und Anpassungsstufe bezeichnen. Aber die Annahme einer so einfachen Aufeinanderfolge und Weiterentwicklung der Blumenklassen läßt sich nicht aufrechterhalten. Auch ist es unnatürlich, Blüten von derselben Organisation ihrer Einrichtung und mit einem gleichen Besucherkreis nur wegen des Fehlens oder Vorhandenseins von Nektar auseinanderzureißen. Denn wenn auch das Benehmen der Besucher in einer Blüte verschieden ist, je nachdem sie diese auf Nektar oder auf Pollen ausbeuten, so werden doch sehr viele Insekten zum Besuch der Blüte überhaupt nicht durch ihr Wissen von dem Vorhandensein des einen oder anderen Stoffes veranlaßt, sondern zunächst durch das Suchen nach Nahrung im allgemeinen. Deshalb kann der Insektenbesuch nach Zahl und Wirksamkeit der Besucher bei Pollen- und Nektarblumen von übrigens gleichartiger Einrichtung in hohem Grade übereinstimmen. So zeigen z. B. die beiden alpinen, in Gesellschaft wachsenden, gleich augenfälligen und gleichmäßig allen Insekten zugänglichen, nur in der Blütezeit nicht ganz zusammenfallenden Pulsatilla-Arten, die nektarhaltige P. vernalis Mill. und die Pollenblume P. alpina Del., nach den zu gleicher Zeit gemachten Beobachtungen desselben Beobachters (H. Müller, **18**, 126 f.) einen sehr übereinstimmenden Besucherkreis; erstere von 6 Hymenopteren, darunter 4 Apiden, 7 Musciden, 5 Syrphiden, 4 Lepidopteren und 2 Coleopteren; letztere von 6 Hymenopteren, lauter Apiden, 1 Empide, 10 Musciden, 2 Syrphiden und 2 Coleopteren; zum Teil sind es in beiden Fällen dieselben Arten. Daß überhaupt Pollenblumen nicht erheblich weniger als ähnlich gebaute Nektarblumen besucht werden, ergibt ein Vergleich der Besucherlisten der Pollenblume Filipendula ulmaria Max. und der (nicht auseinandergehaltenen) Spiraea salicifolia L., S. sorbifolia L. und S. ulmifolia L., Blumen mit halbverborgenem Nektar, nach H. Müller

(bei Knuth, **13**, II, 1, 381, 384). Filipendula hat danach als Besucher 21 Coleopteren, 11 Dipteren, 14 Hymenopteren, darunter 8 Apiden, und 2 Lepidopteren; die drei Spiraea-Arten zusammen 24 Coleopteren, 45 Dipteren, 36 Hymenopteren, darunter 20 Apiden, 2 Lepidopteren, 2 Neuropteren und 1 Orthoptere.

Daß H. Müller wesentlich nur Pollen und Nektar als Genußmittel für die Insekten bei seiner Aufstellung der Blumenklassen berücksichtigte, erklärt sich daraus, daß sie in der Tat die wichtigsten und für die mitteleuropäischen Verhältnisse, auf die sich Müllers eigene Beobachtungen beschränkten, beinahe die einzigen sind. Man hat aber auch noch andere — allgemeiner gesagt — Ausbeutestoffe für die besuchenden Insekten kennen gelernt, nämlich in Geweben eingeschlossene zuckerhaltige Säfte, Futtergewebe, Futterhaare und Pseudopollen. In seltenen Fällen werden von den Blüten den Besuchern auch Stoffe dargeboten, die nicht als Nahrung verwendet werden können und über deren Nutzen für die Besucher nur Vermutungen bestehen. So ist es mit der von R. von Wettstein entdeckten und von O. Porsch (**19**, 18—21) genauer untersuchten Ausscheidung von Wachs auf der Lippe der brasilianischen Orchidee Ornithidium divaricatum Barb. Rodr., von der ich mich an Pflanzen des Münchener botanischen Gartens auch überzeugen konnte. Dieser Art reiht sich nach der Beschreibung von Cogniaux (**3**, 96) das nach Porsch allerdings vielleicht mit ihr identische O. ceriferum Barb. Rodr. an, von dessen Lippe es heißt, daß sie auf ihrer Scheibe am Grunde und an der Spitze Wachsschwielen trage, von denen die basale dick, stumpf mondförmig, die apikale ei-pfeilförmig, am Grunde spitz und dreilappig sei; auch O. flavoviride Barb. Rodr. (**3**, 120) dürfte sich ähnlich verhalten.

Als Ausbeutestoffe sind auch die eigentümlichen Absonderungen von fettem Öl anzusprechen, die ich bei Gelegenheit anderweitiger Untersuchungen in den Blüten einiger Orchideen-Arten der Gewächshäuser des Münchener botanischen Gartens auffand, über deren Verwertung seitens der Blütenbesucher aber noch nichts weiter bekannt ist.

In den für die Gattung ziemlich großen, braungelben, außen mit einer starken fuchsroten Behaarung versehenen Blüten der auf den Philippinen einheimischen Eria vulpina Rchb. f. trägt die 11 mm lange rotbraune Lippe an ihrem Grunde einen dreieckigen polsterförmigen grauen Wulst von ungefähr 3 mm Länge. Er besteht aus einer dicken, zäh schleimigen Masse, die ihrer Konsistenz nach etwa den Eindruck von Gummi macht. Von diesem Wulst aus zieht sich ein feuchter glänzender, wie lackiert aussehender Streifen bis gegen die Mitte der

Lippe, wo diese zwei glänzende halbkugelige Buckeln trägt. Der graue Wulst besteht aus einzelligen Haaren, welche dicht beisammen stehen und mit einer zähen dicken Ausscheidung bedeckt und untereinander verklebt sind. Sie haben eine dicke Wandung und eine schlauchförmige Gestalt mit abgerundetem, oft etwas angeschwollenem Scheitel; viele von ihnen zeigen an ihrem Grunde eine keulige oder tonnenförmige Anschwellung, die nach oben plötzlich in einen zylindrischen Schlauch übergeht. Der lackartig glänzende Streifen auf der Lippe wird durch eine ebenso aussehende Ausscheidung gewöhnlicher Epidermiszellen hervorgebracht. Das Sekret wurde auf meine Bitte durch Herrn Dr. K. Suessenguth einer näheren mikrochemischen Untersuchung unterzogen und mir von ihm das folgende Ergebnis freundlichst zur Verfügung gestellt. Die farblose und geschmacklose, stark lichtbrechende, fadenziehende Ausscheidung gab beim Verbrennen wahrscheinlich (wegen der geringen Menge der Masse nicht sicher festzustellen) einen Akroleïngeruch. Sie bleibt im Wasser unverändert, wird bei Zusatz von Kalilauge intensiv zitrongelb, bei konzentrierter Schwefelsäure etwas weniger intensiv gelb, an einzelnen Stellen rot, gibt mit Kongorot und Rutheniumrot keine Färbung. Mit Fehlingscher Lösung I und II erfolgt keine Fällung, die Sekretkugeln bedecken sich mit fädigen Massen, die an Myelin erinnern. Bei Einwirkung von Osmiumsäure wird die Ausscheidung vom Rande her schwarz, bei Sudanglyzerin sofort intensiv rot, bei Alkanna nach einiger Zeit trübrot (nicht besonders ausgeprägt). In Xylol löst sich der größte Teil des Sekretes, ein schaumiger Rest mit sehr deutlichen Waben bleibt zurück. Sonach kann man die Ausscheidung als ein fettes Öl bezeichnen, mit dem aber (wegen ihrer fadenziehenden Beschaffenheit, der Gelbfärbung durch Kalilauge und der nicht völligen Löslichkeit in Xylol) eine oder mehrere Substanzen von einer anderen unbekannten Beschaffenheit vereint sind. Man könnte diese Ausscheidung auf der Lippe von Eria vulpina in mancher Hinsicht etwa mit der Absonderung eines zähen klebrigen fadenziehenden Stoffes durch die Staminodienhaufen in den Blütenständen einer brasilianischen Euphorbiacee, Dalechampia sp., vergleichen, von der Fr. Müller (17, 44) berichtet hat; er hielt diesen Stoff für ein Harz und vermutete, daß die in Brasilien einheimischen stachellosen Honigbienen der Gattungen Melipona und Trigona ihn einsammeln und zum Nestbau verwenden. Doch ist darüber Genaueres nicht bekannt[1]).

1) In der Bearbeitung der Euphorbiaceen von J. Müller-Arg. in der Flora Brasiliensis, Bd. XI, 2, findet sich bei Dalechampia keine Erwähnung einer derartigen Absonderung der Staminodien. Die Untersuchung der im Münchener Staats-

Das brasilianische Oncidium longicornu Mutel trägt auf seiner goldgelb und hellbraun gefärbten, dreilappigen Lippe, die eine Länge von 7 und eine Breite von 8 mm hat, außer der bei der Gattung gewöhnlichen fleischigen Schwiele ein vor dieser stehendes, nach rückwärts gekrümmtes 5 mm langes Horn. Die Schwiele hat eine sattelförmige Gestalt und ist auf ihrer oberen und der nach vorn gerichteten Seite mit einer Flüssigkeit in Form von Tröpfchen oder einer zusammenhängenden Schicht bedeckt, die ich zunächst für Nektar hielt, obgleich sonst eine Nektarabsonderung in den Blüten der Oncidium-Arten sehr selten ist[1]). Die genauere Untersuchung ergab aber, daß diese Ausscheidung aus einem fetten Öl besteht, wie die Osmiumsäure-Reaktion bewies. Das Öl liegt nicht nur frei auf der Oberfläche der Schwiele, sondern ist auch reichlich in den oberen Zellagen des Gewebes enthalten, von denen es ohne Zweifel ausgeschieden wird. Dieselbe Art von Ölabsonderung zeigt das ebenfalls brasilianische Oncidium pubes Lindl. Die Lippe der braun, grün und gelb gefärbten Blüten dieser Art ist 14 mm lang, dreilappig mit schmalen, nach unten geschlagenen Seitenlappen und einem an der Spitze zurückgebogenen Mittellappen; sie hat eine lederbraune, gegen die Basis heller werdende Färbung und ist am Grunde, zwischen den Seitenlappen und auf dem größten Teil des Mittellappens von runzeligen Schwielen eingenommen, die sich, am reichlichsten gegen die Basis hin, mit einem geruch- und geschmacklosen, farblosen fetten Öl bedecken. Dieses liegt als dicke Schicht auf der Oberfläche gewöhnlicher Epidermiszellen, und auch hier enthalten die tieferen Gewebeschichten reichliche Öltropfen. Das Vorhandensein von Öl in den Zellen von Futtergeweben bei Orchideen ist schon früher von Porsch (**20**, 362 u. 365) erwähnt und vor kurzem von M. Gellert (**8**) für Cymbidium Lowianum Rchb. f., Gomeza planifolia Kl. et Rchb. f., Gongora galeata Rchb. f., Zygopetalum Mackayi Hook., Vandopsis lissochiloides Pfitz. und Angrecum Eichlerianum Kränzl. genauer festgestellt worden, aber als freie

herbar vorhandenen Arten der Gattung ergab nur bei einer Art, der brasilianischen D. caperonioides Müll.-Arg., das Vorhandensein harzartiger Massen auf den Staminodien. Die im getrockneten Zustande harte brüchige Substanz hat eine goldgelbe Farbe, ist unlöslich in Wasser, löslich in Alkohol, Äther, Chloroform, Schwefelkohlenstoff, Terpentinöl und Nelkenöl, sie färbt sich mit Osmiumsäure schwärzlich, mit Alkannin und Sudan II rot. Danach ist wohl anzunehmen, daß die Angabe von Fr. Müller sich auf diese Art bezieht.

1) Nur von Oncidium mellifluum Kränzl. gibt F. Kränzlin in seiner Monographie der Gattung (Englers Pflanzenreich, 80. Heft, 1922, S. 156) an, daß die Lippenschwiele voll von Honig sei.

Ausscheidung in den Blüten dieser Pflanzenfamilie war fettes Öl bis jetzt nur für die Cypripedilinae durch F. Knoll (**10**, 120—129) nachgewiesen worden, wo es sich am Zustandekommen der Kesselfallen-Einrichtung beteiligt, also jedenfalls eine andere ökologische Bedeutung hat, als man sie für die beiden Öl absondernden Oncidium-Arten vermuten muß. An O. pubes konnte die beachtenswerte Beobachtung gemacht werden, daß die Ölabscheidung von einem günstigen Ernährungszustand der Pflanze abhängig ist. Das von Dr. von Luetzelburg im Jahre 1922 im Orgelgebirge in Brasilien lebend gesammelte Exemplar entwickelte bei seinem erstmaligen Blühen in München im März 1923 einen Blütenstand, dessen Blüten auf der Lippe keinerlei Absonderung zeigten. Als die inzwischen erstarkte Pflanze im April 1924 wieder blühte, brachte sie zwei viel ansehnlichere und blütenreichere Blütenstände hervor, deren Blüten größer und lebhafter gefärbt waren als die vorjährigen und ausnahmslos auf den Lippen reichlich Öl absonderten. Daraus darf man schließen, daß die durch den Transport usw. geschwächte Pflanze nicht genug Reservestoffe besaß, um ihren eigenartigen Ausbeutestoff auszubilden.

Von allen Ausbeutestoffen, die den Blütenbesuchern dargeboten werden, sind zwar die Nahrungsmittel die häufigsten und wichtigsten, aber doch nicht die einzigen, und manche Blüten werden gar nicht um einer Ausbeute willen, sondern weil sie ein Obdach gewähren, von Insekten besucht. Noch mehr als Nektar ist Pollen als Insektennahrung in den Blüten verbreitet, denn er fehlt nur weiblichen Blüten und ist außerdem in einer für die Besucher ungeeigneten oder unerreichbaren Form bei den Orchideen und Asclepiadaceen vorhanden. Immerhin gibt es Blüten, die auf Bestäubung durch Insekten angewiesen sind, denen aber, soweit wir es beurteilen können, jeder Ausbeutestoff fehlt, und es wäre richtig, auf diese die Bezeichnung von „Täuschblumen" anzuwenden, die man jetzt nur einigen Fliegenblumen beilegt, die durch Scheinnektarien die Darbietung von Nektar vortäuschen. Unter diesen wirklichen Täuschblumen nehmen diejenigen Orchideen, deren Blüten weder Nektar noch einen anderen Ausbeutestoff enthalten, durch ihre beträchtliche Zahl die wichtigste Stelle ein und bieten in ihren mannigfaltigen Blüteneinrichtungen noch manche Rätsel. So viel kann aber als sicher angenommen werden, daß derartige Täuschblumen durch ihren Mangel an Ausbeutestoffen durchaus noch nicht zum Ausbleiben aller Insektenbesuche verurteilt zu sein brauchen, denn viele Insektenarten lassen sich durch das Fehlen von Ausbeute von fortgesetztem, wenn auch vergeblichem Suchen nach solcher in den Blüten nicht

abschrecken und vollziehen auch bei diesem Suchen Bestäubungen, wenn auch in weit geringerer Anzahl und in mehr ungeregelter Weise als blumenstete Insekten bei ihren eifrigen und regelmäßigen Besuchen. Lassen sich doch selbst die Honigbienen von immer neuem Suchen nach Nektar nicht abhalten, wenn sie bereits ausgebeutete Blüten vergeblich besucht haben, und wenn man die Besucherlisten von Pollenblumen durchsieht, findet man immer viele Insekten aufgeführt, die vergeblich nach Nektar suchen und dabei doch Bestäubungen ausführen.

* * *

Die vorstehenden Betrachtungen lassen sich dahin zusammenfassen, daß es nicht angängig erscheint, die Klassen der entomogamen Blumen lediglich nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Nektar zu gruppieren, und daß auch andere Ausbeutestoffe dabei berücksichtigt werden müssen. Alle nektarlosen Entomogamen, selbst nach Abtrennung der eingangs genannten Spezialisationstypen, als eine besondere, auf niederer Anpassungsstufe stehende Blumenklasse der „Pollenblumen" aufzufassen, würde für die Klärung blütenökologischer Typen nicht vorteilhaft sein. Vielmehr wäre es naturgemäßer, aus ihnen zunächst die habituellen Selbstbestäuber abzusondern, die übrigen aber nach ihrer gesamten Einrichtung auf verschiedene Blumenklassen zu verteilen, wobei man vielfach auf die von F. Delpino (4, 216—308) aufgestellten Blumentypen wieder zurückgreifen könnte.

Literatur.

1) Bonnier, Gaston, Les Nectaires. Étude critique, anatomique et physiologique. Paris 1879. 7 Taf.
2) Briquet, J., Études de biologie florale dans les Alpes occidentales. Bull. Lab. de Bot. gén. Université de Genève 1896, Vol. I, No. 1, p. 16—78, 3 Taf.
3) Cogniaux, A., Orchidaceae brasiliensis. Laeliinae — Oncidiinae. Flora Brasiliensis 1897—1904, Vol. III.
4) Delpino, Federico, Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Parte seconda, Fasc. II. Atti Soc. Ital. Sci. nat. Milano 1873—1874.
5) Engler, A., Guttiferae in Natürl. Pflanzenfamilien, Bd. III, Abt. 6, S. 194 bis 242. Leipzig 1893.
6) Errera, Léo et Gustave Gevaert, Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs. Bull. Soc. Bot. de Belg. 1878, Vol. XVII, p. 38—181, 1 Taf.
7) Fritsch, Karl, Untersuchungen über die Bestäubungsverhältnisse südeuropäischer Pflanzenarten. Zweiter Teil. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. in Wien, math.-nat. Kl., 1913, Bd. CXXII, Abt. I, S. 1—41, 2 Taf.
8) Gellert, M., Anatomische Studien über den Bau der Orchideenblüte. Feddes Repert. 1923, Beih. XXV.

9) Kirchner, O., Über einige irrtümlich für windblütig gehaltene Pflanzen. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg 1893, Jahrg. 49, S. 96—110.
10) Ders., Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten. II. und III. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg 1901, Jahrg. 47, S. 1—42; 1902, Jahrg. 48, S. 8—67.
11) Knoll, Fritz, Fettes Öl auf den Blütenepidermen der Cypripedilinae. Österr. bot. Zeitschr., Jahrg. 1922, S. 120—129.
12) Knuth, Paul, Blütenbiologische Beobachtungen auf der Insel Capri. Bot. Jaarboek, 5. Jahrg., S. 1—31, 3 Taf. Gent 1893.
13) Knuth, Paul und Ernst Loew, Handbuch der Blütenbiologie. 3 Bde. 1898 bis 1905.
14) MacLeod, J., Over de bevruchting der bloemen in het Kempisch gedeelte van Vlaanderen. Gent 1894.
15) Müller, Hermann, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873.
16) Ders., Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten. II. Verh. naturk. Ver. preuß. Rheinl. u. Westf., Jahrg. 1879, S. 198—268, 2 Taf.
17) Ders., Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. Schencks Handbuch der Botanik, Bd. 1, S. 1—112, Breslau 1879.
18) Ders., Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig 1881.
19) Porsch, O., Beiträge zur „histologischen Blütenbiologie". I. Über zwei neue Insektenanlockungsmittel der Orchideenblüte. Österr. bot. Zeitschr., Jahrg. 1905, Nr. 5 ff., 2 Taf.
20) Ders., Neuere Untersuchungen über die Insektenanlockungsmittel der Orchideenblüte. Mitt. Naturw. Ver. f. Steiermark 1908, Bd. 45, S. 346—370.
21) Rikli, M., Botanische Reisestudien auf einer Frühlingsfahrt durch Korsika. Zürich 1903.
22) Robertson, Charles, Flowers and insects. Transact. Acad. Sci. St. Louis 1894, Vol. VI, p. 435—480; 1896, Vol. VII, p. 151—179.
23) Schwertschlager, Joseph, Beobachtungen und Versuche zur Biologie der Rosenblüte und Rosenbefruchtung. Ber. Bayr. Bot. Ges. 1915, Bd. XV, S. 1—16.
24) Silén, F., Blombiologiska iakttagelser i södra Finland. I. Meddel. Soc. Fauna et Flora Fenn. 32, 1905, p. 120—134.
25) Skottsberg, Carl, Blommor och insekter på Skabbholmen i Roslagen sommaren 1901. Svensk Bot. Tidskrift 1901, Bd. I, p. 61—96.
26) Tubeuf, Karl Freih. v., Monographie der Mistel. München u. Berlin 1923.
27) Vaucher, S. P. E., Histoire physiologique des plantes d'Europe. 4 Bde. 1841.
28) Werth, E., Über die Bestäubung von Viscum und Loranthus und die Frage der Primitivität der Windblütigkeit wie der Pollenblumen bei den Angiospermen. I, II. Ber. D. bot. Ges. 1923, Bd. XLI, S. 151—164.

Über Fucus-Bastarde.

Von **H. Kniep.**

Die Zahl der Bastarde, die bei den Thallophyten bekannt sind, ist im Vergleich zu denen, die man bei den Blütenpflanzen kennt, eine sehr geringe. Noch geringer ist die Zahl derjenigen Thallophytenbastarde, die auf experimentellem Wege erzeugt worden sind. Wie bekannt, hat zuerst Thuret (1854) durch Kreuzbefruchtung von Fucus vesiculosus ♀ und F. serratus ♂ Bastardkeimlinge gewonnen und damit die ersten experimentell erzielten Kryptogamenbastarde erhalten. Thurets Versuche, den reziproken Bastard zu gewinnen, schlugen fehl; auch gelang es ihm nicht, Ascophyllum nodosum mit Fucus serratus oder vesiculosus zu kreuzen (weder in der einen noch in der anderen Richtung), obwohl die Spermatozoiden an den Eiern genau so festhafteten und sie in Rotation versetzten wie das bei artgleichen Eiern der Fall ist. Eier von Himanthalia lorea, die mit Spermatozoiden von Ascophyllum nodosum oder Fucus serratus besamt worden waren, wurden ebenfalls nicht befruchtet. Somit schien es, als sei Bastardierung bei den Fucaceen nur in sehr beschränktem Umfang möglich. Spätere Beobachtungen und Untersuchungen haben indessen gezeigt, daß Thurets negative Ergebnisse zum Teil wohl nur auf Zufällen oder auf dem Vorhandensein ungünstiger Außenbedingungen beruhen, daß ferner in der Natur auch Bastarde zwischen Arten vorkommen, mit denen Thuret nicht experimentiert hat. So hat z. B. Williams (1899) Bastarde zwischen Fucus vesiculosus ♀ und Ascophyllum nodosum ♂ erhalten (etwa 5% der Eier keimten), nicht aber beim reziproken Versuch. Ascophyllum nodosum ♀ × Fucus serratus ♂ ergab vereinzelte Keimlinge. Gard (1910) hat Pflanzen beschrieben, die er für Bastarde zwischen Fucus platycarpus und F. ceranoides hält.

Während eines kurzen Aufenthalts auf Helgoland habe ich die Versuche von Thuret mit Fucus vesiculosus und F. serratus wiederholt, außerdem einige Versuche mit der dritten dort vorkommenden Art, F. platycarpus, gemacht. Was zunächst die ersten beiden Arten anbetrifft, so ergab sich die Richtigkeit von Thurets Angabe, daß bei Kreuzung von F. vesiculosus ♀ × F. serratus ♂ Bastardkeimlinge auftreten. Die Eier von F. vesiculosus werden von den Spermatozoiden

des F. serratus genau so umschwärmt wie wenn man artgleiches Sperma zusetzt. Der Erfolg ist indessen ein ganz anderer. Man erzielt zwar in jedem Fall Bastardkeimlinge, die Mehrzahl der Eier bleibt jedoch auch dann, wenn sehr wenige, frisch entleerte Eier mit sehr viel Sperma versetzt werden, unbefruchtet: sie bilden keine Membran, noch zeigen sie irgendwelche Weiterentwicklung, sondern gehen nach einigen Tagen zugrunde. Durchschnittlich traten etwa 4‰ Bastardkeimlinge auf. Natürlich wurden in jedem Falle Eier unbesamt gelassen, andere mit arteignem Sperma besamt. Im letzteren Falle keimten 100%, im ersteren traten niemals Keimlinge auf. Die unbefruchteten Eier blieben (in Wasser von 18—20°) 7 Tage am Leben; noch am 6. Tage nach Austritt aus den Oogonien erwiesen sie sich als befruchtungsfähig mit arteignem Sperma. — Was den Bastard Fucus serratus ♀ × F. vesiculosus ♂ anlangt, so stimmen meine Ergebnisse mit denen Thurets nicht ganz überein. In zwei Fällen blieb auch in meinen Versuchen die Besamung erfolglos. In anderen Versuchen erhielt ich jedoch eine, wenn auch beschränkte Anzahl Keimlinge, etwa 2‰. Es scheint sonach, daß der Bastard möglich ist, aber nicht so leicht zustande kommt wie der reziproke. Letzteren Schluß möchte ich jedoch nur mit Vorbehalt aussprechen, da zu seiner Sicherstellung eine größere Anzahl von Versuchen nötig ist, als ich sie bisher angestellt habe.

Ausgehend von der Annahme, daß oberflächenaktive Stoffe wie Narcotica, mit denen schon O. und R. Hertwig (1887) bei Seeigeleiern Polyspermie erzeugt hatten, das Eindringen der artfremden Spermatozoiden erleichtern könnten, habe ich eine ganze Reihe von Versuchen gemacht, um die Prozentzahl der Bastardkeimlinge zu erhöhen. Da sie jedoch bisher zu keinem positiven Ergebnis geführt haben, sehe ich von ihrer Mitteilung ab. Mein Hauptaugenmerk habe ich auf Erzielung von Bastarden zwischen Fucus platycarpus und vesiculosus gerichtet. Es ist meines Wissens bisher nur versucht worden, zwei diözische Fucaceen miteinander zu kreuzen. Die Kreuzung von F. platycarpus und F. vesiculosus stößt in der einen Richtung (F. plat. ♀ × F. ves. ♂) auf gewisse Schwierigkeiten, da es nicht ohne weiteres möglich ist, den monözischen F. platycarpus zu kastrieren. Legt man in der üblichen Weise die Konzeptakelträger aus, so treten Oogonien und Antheridien gleichzeitig aus. Im Seewasser werden die Eier meist nach wenigen Minuten frei; die Antheridien haben sich gewöhnlich schon vorher geöffnet, so daß die Eier sofort umschwärmt und befruchtet werden. Da sich die Spermatozoiden von F. vesiculosus von denen von F. platycarpus nicht unterscheiden lassen, ist es unmöglich,

nach Zusatz von F. vesiculosus-Spermatozoiden festzustellen, ob Bastard- oder arteigene Befruchtungen eintreten. Wenn Eier und Spermatozoiden frisch sind und keine schädlichen Außeneinflüsse wirken, dann entwickeln sich alle Eier zu Keimlingen. Ich suchte nun nach einem Mittel, die Spermatozoiden von F. platycarpus abzutöten oder wenigstens aktionsunfähig zu machen, ohne daß die Eier geschädigt werden und ihre Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit verlieren. Das läßt sich leicht durch Einwirkung von Chloralhydrat in bestimmter Dosierung erreichen. Nach verschiedenen Vorversuchen arbeitete ich fast ausschließlich mit 1 %iger Lösung (1 gr Chloralhydrat in 100 ccm Seewasser gelöst). In diese Lösung wurden die aus den Konzeptakeln ausgetretenen Oogonien und Antheridien von F. platycarpus übertragen; nach bestimmten Zeitabschnitten wurde die Lösung abpipettiert und möglichst schnell durch normales Seewasser ersetzt. Es zeigte sich, daß in der Chloralhydratlösung die Spermatozoiden zwar aus den Antheridien austreten, sich aber nicht bewegen. Ersetzt man die Lösung nach 5, 10 oder 15 Minuten durch normales Seewasser, so beginnt alsbald die Bewegung; sie ist zwar nach 15 Minuten länger Einwirkung geschwächt, doch zeigt sich nach einem Tage, daß die Mehrzahl der Eier gekeimt haben, die Befruchtungsfähigkeit der Spermatozoiden also nicht verloren gegangen war. Dieses Verhalten der Spermatozoiden ähnelt sehr dem, was O. und R. Hertwig (1887, S. 162 f.) bei Seeigelsperma beobachtet haben. In einigen Fällen konnte selbst nach $^1/_2$ stündigem Aufenthalt in Chloralhydrat und darauffolgendem Übertragen in normales Seewasser noch Befruchtung festgestellt werden, wenn auch nicht bei allen Eiern. Es scheinen hier ziemlich weitgehende individuelle Verschiedenheiten vorzukommen. In mehreren Versuchen zeigte sich wenigstens, daß nach $^1/_2$ stündiger Chloralhydratwirkung die Spermatozoiden dauernd aktionsunfähig geworden waren; sie erlangten ihre Beweglichkeit nicht wieder, und die Eier blieben infolgedessen unbefruchtet.

Auf die Eier wirkt das Chloralhydrat weit weniger schädigend. Nach $^1/_2$ stündiger Chloralhydratbehandlung sind sie — wenigstens äußerlich — noch völlig normal. Da das Chloralhydrat den Austritt aus den Oogonien hemmt, befinden sie sich noch zu acht beisammen, von den Oogonhüllen umgeben. Erst einige Zeit nach Übertragung in das normale Seewasser pflegen die Hüllen zu platzen und die Eier frei zu werden. Sie wurden nunmehr mit Spermatozoiden von F. vesiculosus besamt, die sie alsbald stark umschwärmen und in Rotation versetzen. Damit sind also die Vorbedingungen zur Erzielung des Bastards

F. platycarpus ♀ × vesiculosus ♂ erfüllt. Ich zitiere eine Versuchsreihe, wie sie mehrfach mit im Prinzip gleichem Erfolg wiederholt wurde.

21. August:

1. Drei Schälchen mit 1% Choralhydrat, in das Oogonien und Antheridien von F. platycarpus übertragen wurden. Nach ½ stündigem Verweilen in der Lösung wird das Chloralhydrat durch normales Seewasser ersetzt.

23. August: In keinem der drei Schälchen sind Keimlinge aufgetreten.

26. August: keine Keimlinge. Etwa 70% der Eier sind abgestorben.

2. Zwei Schälchen mit 1% Chloralhydrat, in das Oogonien und Antheridien von F. platycarpus übertragen wurden. Nach ½ stündigem Verweilen in der Lösung und Ersatz derselben durch normales Seewasser werden Spermatozoiden von F. vesiculosus zugesetzt.

23. August: Etwa 70% der Eier haben normal gekeimt.

3. Schälchen mit normalem Seewasser, in das Oogonien und Antheridien von F. platycarpus gebracht wurden. Keine Behandlung mit Chloralhydrat.

23. August: Es haben praktisch alle Eier normal gekeimt.

Es zeigt sich also, daß die Bastardierung gelingt, und daß sich ein sehr hoher Prozentsatz der Eier zu Bastardkeimlingen entwickelt. Daß es nur 70% und nicht 100% waren, beruht wohl auf einer geringen Schädigung, die ein Teil der Eier in diesem Falle durch das Chloralhydrat erfahren hat. Mehrfach habe ich beobachtet, daß nahezu alle Eier keimten. Die Chloralhydratbehandlung, die die Spermatozoiden tötet, schädigt also die Eier verhältnismäßig wenig; kurz nach der Übertragung in normales Seewasser sind sie noch alle oder wenigstens größtenteils empfängnisfähig. Die Empfängnis- und Lebensfähigkeit scheint sich allerdings nicht so lange zu erhalten wie bei unbehandelten Eiern. Das geht daraus hervor, daß nach 5 Tagen die meisten tot waren, und daß, wie ich feststellte, 26 Stunden nach Einwirkung des Chloralhydrats eine Besamung mit F. vesiculosus-Sperma nur dazu führte, daß etwa 15% Keimlinge auftraten.

Es mag noch ein anderer Versuch angeführt werden, der mit etwas widerstandsfähigerem Material ausgeführt wurde.

21. August.

1. Oogonien und Antheridien von F. platycarpus ½ Stunde in 1% Chloralhydrat, dann in normales Seewasser.

23. August: Die Mehrzahl der Eier hat gekeimt.

2. Oogonien und Antheridien von F. plat. ¾ Stunden in 1% Chloralhydrat, dann in normales Seewasser.

23. August: Ein einziges Ei hat gekeimt, 10% der Eier sind tot, die übrigen von normalem Aussehen, unbefruchtet.

3. Oogonien und Antheridien von F. plat. 1 Stunde in 1% Chloralhydrat, dann in normales Seewasser.

23. August: Keine Keimung; etwa 40% der Eier tot, die übrigen unbefruchtet, von normalem Aussehen.

4. Nach 1stündiger Behandlung mit 1% Chloralhydrat werden die Oogonien und Antheridien von F. platycarpus in normales Seewasser übertragen und mit Spermatozoiden von F. vesiculosus besamt.

23. August: Etwa 40% der Eier sind tot, von den übrigen hat die Mehrzahl gekeimt. Die Keimlinge sind etwas weniger weit entwickelt als bei 1.

5. Oogonien und Antheridien von F. plat. in normales Seewasser übertragen, ohne Chloralhydratbehandlung.

23. August: alle Eier haben gekeimt; Entwicklung etwa so weit wie bei 1, weiter als bei 4.

Die Methode, durch Chloralhydrat die Spermatozoiden aktionsunfähig zu machen und so den Bastard F. platycarpus ♀ × F. vesiculosus ♂ zu erhalten, ist naturgemäß nicht die einzige, die zum Ziele führt. Es gibt vermutlich noch eine ganze Reihe von Stoffen, die bei geeigneter Dosierung die gleiche Wirkung ausüben. Ich habe noch einige Versuche mit Äthylalkohol gemacht, wobei sich ergab, daß die Eier diesem Stoff gegenüber recht unempfindlich sind. Noch nach 70 Minuten langem Verweilen in 10% Alkohol (10 ccm Alkohol und 90 ccm Seewasser) waren die Eier von F. platycarpus lebend und wurden von zugesetztem F. vesiculosus-Sperma umschwärmt. Es traten auch — wenn auch nicht sehr viele — Keimlinge auf. Nach nur 30 oder 50 Minuten währender Alkoholwirkung war die Zahl der Keimlinge größer. Zur Inaktivierung der Spermatozoiden erwies sich bereits eine 20 Minuten dauernde Behandlung mit 10% Alkohol ausreichend. Die aus den mit Alkohol behandelten Eiern hervorgegangenen Keimlinge hatten vielfach ein abnormes Aussehen. Die Keimschläuche waren vielfach nicht normal entwickelt, sondern frühzeitig gespalten, auch sproßten gelegentlich mehrere Keimschläuche aus verschiedenen Stellen der Eier hervor, was wohl darauf beruhte, daß die Teilung der Eier der Keimschlauchbildung vorausgeeilt war. Die Bilder, die ich sah, ähnelten in vieler Beziehung denen, die Küster (1906) abgebildet und beschrieben hat.

Die auffallend hohe Zahl der Bastardkeimlinge, die in den oben beschriebenen Versuchen auftraten, könnte zu der Vermutung führen,

daß in diesem Falle Chloralhydrat und Alkohol eine die Bastardbefruchtung fördernde Wirkung ausgeübt haben. Das ist zwar aus verschiedenen Gründen sehr unwahrscheinlich, denn:

1. haben ähnliche Versuche (mit Chloralhydrat) bei der Bastardierung von F. vesiculosus und F. serratus keine Zunahme der Bastardkeimlinge ergeben, wie schon oben angedeutet wurde;

2. spricht der gleich zu erwähnende Ausfall der reziproken Bastardierung (F. vesiculosus ♀ × F. platycarpus ♂) dagegen.

Nichtsdestoweniger habe ich mich bemüht, eine Befruchtung von normalen F. platycarpus-Eiern, die keiner Behandlung durch Narcotica oder ähnlichem unterworfen worden waren, mit F. vesiculosus-Sperma zu erreichen. Das ist möglich, wenn man Oogonien und Antheridien den F. platycarpus-Konzeptakeln entnimmt, noch ehe die ersteren diejenige Reife erlangt haben, die zum freiwilligen Austritt aus den (im feuchten Raum liegenden) Konzeptakelständen führt. Man erreicht das ohne Schwierigkeit in der Weise, daß man Querschnitte durch die Konzeptakelstände macht und aus den angeschnittenen Konzeptakeln unter dem Präpariermikroskop die Oogonien mit zwei Nadeln herauslöst. Wenn dabei auch einige Antheridien oder Antheridienstände mit befreit werden, so hat das nicht viel auf sich, sofern diese ebenfalls noch jung sind. Sie pflegen sich nicht weiter zu entwickeln bzw. keine Spermatozoiden zu entlassen. Der Sicherheit halber kann man aber diese jungen Antheridien durch Abpipettieren entfernen. Einige der Oogonien öffnen sich nun nach einiger Zeit, sofern sie nicht gar zu jung sind, und die Eier können nun mit Spermatozoiden von F. vesiculosus besamt werden. Es ergab sich, daß in diesen Fällen fast alle Eier keimten. Auch hier also der hohe Prozentsatz von Bastardkeimlingen.

Das gleiche Ergebnis wurde bei dem reziproken Versuch (F. vesiculosus ♀ × F. platycarpus ♂) erhalten. Derselbe ist natürlich viel einfacher, weil es auf keine Schwierigkeiten stößt, die kleinen beweglichen Spermatozoiden von F. platycarpus von den großen, unbeweglichen Eiern, die vermöge ihres spezifischen Gewichts sofort zu Boden sinken, zu trennen. Am einfachsten setzt man den Versuch in folgender Weise an: Einen länglichen Glaskasten mit rechteckigem Boden beschickt man so mit Eiern von F. vesiculosus, daß diese nur an der einen Schmalseite zu liegen kommen. An der anderen Schmalseite legt man vorsichtig einen reifen Konzeptakelstand von F. platycarpus hinein. Der Glaskasten wird möglichst zitterfrei so aufgestellt, daß die Schmalseite, an der der Konzeptakelstand liegt, dem Licht zugekehrt ist. Letzterer entleert alsbald Oogonien und Antheridien. Die aus-

tretenden Spermatozoiden umschwärmen zum Teil die arteigenen Eier, die unter dem Konzeptakelstand am Boden liegen. Vermöge der ihnen eigenen negativen Phototaxis wandert aber ein Teil von ihnen nach der lichtabgewandten Seite des Gefäßes, wo die F. vesiculosus-Eier liegen, durch den Raum hindurch, der keine Eier enthält. Die F. vesiculosus-Eier werden ebenfalls umschwärmt. In vier Versuchen, die ich in dieser Weise anstellte, entwickelten sich praktisch alle Eier zu Keimlingen, sowohl die von F. platycarpus wie auch die von F. vesiculosus. In den ersten 4 Tagen ihrer Entwicklung (länger wurden sie nicht verfolgt) hielten beiderlei Keimlinge ganz gleichen Schritt und waren nicht voneinander zu unterscheiden. Die unbesamten Kontrolleier von F. vesiculosus keimten nicht.

Die hiermit nachgewiesene leichte Bastardierbarkeit von F. platycarpus und F. vesiculosus legt die Frage nahe, wie es kommt, daß in der Natur diese Bastarde anscheinend so selten vorkommen. Ich kenne in der Literatur nur eine Angabe über das Vorkommen von Bastarden zwischen Fucus platycarpus und F. vesiculosus in der Natur; sie stammt von Sauvageau (1908, S. 97 ff.). Nach der Beschreibung, die Sauvageau gibt, neigen die Exemplare, die er für Bastarde hält, entschieden mehr zu F. vesiculosus: der Thallus hat Blasen, die Pflanzen sind diözisch; die morphologische Beschaffenheit der Rezeptakeln ähnelt allerdings sehr denen des typischen F. platycarpus. Nichtsdestoweniger ist es wohl erlaubt, mit Stomps (1911, S. 353) noch ein Fragezeichen hinter die Bastardnatur dieser Pflanzen zu machen. Es ist möglich, daß in der Natur Bastardbefruchtungen ebenso wie im Experiment häufig vorkommen, daß aber die Standortsbedingungen für die Entwicklung der Bastardkeimlinge ungünstig sind, so daß diese nicht aufkommen können bzw. an den dicht besiedelten Küstenregionen im Kampf ums Dasein unterdrückt werden. Bekanntlich bilden ja — was auch an der Westküste Helgolands, wo ich mein Material gesammelt habe, sehr schön zu sehen ist — die drei Fucus-Arten ziemlich scharf umschriebene, übereinanderliegende Zonen. Die tiefste Zone wird von F. serratus gebildet, dann folgen F. vesiculosus, zu oberst F. platycarpus. Ersterer liegt also im Wechsel der Gezeiten am kürzesten, letzterer am längsten frei. Die Suche nach Bastarden wird am ehesten in der Zwischenregion Erfolg versprechen. Ob die von Sauvageau beschriebenen Bastarde aus dieser Zone stammen, läßt sich nicht ermitteln, da es sich um angeschwemmtes Material handelt. Stomps hat bei Nieuport in dieser Übergangsregion die verschiedensten Zwischenglieder zwischen den typischen F. vesiculosus und F. platycarpus gesehen; ich selbst

kann bestätigen, daß auch auf Helgoland an dieser Zonengrenze derartige Zwischenglieder vorkommen: Thalli vom Typus des F. vesiculosus, aber ohne Blasen und mit gemischtgeschlechtlichen Konzeptakeln, die nicht den für F. platycarpus charakteristischen Rand besitzen, ferner Thalli vom Typus des F. platycarpus, aber mit regelmäßig angeordneten Blasen, usw. Ob das Bastarde sind oder Standortsmodifikationen, läßt sich natürlich nicht ohne weiteres sagen. Stomps ist durch seine Beobachtungen zu der Überzeugung gekommen, daß F. vesiculosus, F. platycarpus und F. ceranoides nur verschiedene Modifikationen der gleichen Art sind. Ich gebe zu, daß das Ergebnis meiner Bastardierungsversuche als Stütze für diese Auffassung (soweit F. vesiculosus und F. platycarpus in Betracht kommen — mit F. ceranoides habe ich keine Versuche gemacht) herangezogen werden kann. Ihren hypothetischen Charakter verliert dieselbe damit allerdings nicht. Nur Kulturversuche, die hoffentlich nicht mehr lange auf sich warten lassen werden, können hier die Entscheidung bringen.

Literatur.

Gard, M., 1910, Sur un hybride des Fucus platycarpus et F. ceranoides. Compt. rend. de l'Acad. d. Scienc. Paris, **151**, 888—890.

Hertwig, O. u. R., 1887, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., **20**, 120—241 und 477—520.

Küster, E., 1906, Normale und abnorme Keimungen bei Fucus. Ber. d. deutsch. bot. Ges., **24**, 522—528.

Sauvageau, C., 1908, Sur deux Fucus récoltés à Arcachon (Fucus platycarpus et F. lutarius). Bull. de la Stat. biol. d'Arcachon, **11**, 1—160.

Ders., 1909, Sur l'hybride des Fucus vesiculosus et F. serratus. Compt. rendus de la Soc. de biol., **67**, 833—834.

Stomps, Th., 1911, Études topographiques sur la variabilité des Fucus vesiculosus L., platycarpus Thur., et ceranoides L. Rec. Instit. Léo Errera Bruxelles, 8, 326—377.

Thuret, G., 1854, Recherches sur la fécondation des Fucacées. Ann. d. scienc. nat. Bot., Série IV, **2**, 197—214.

Thuret, G. et E. Bornet, 1878, Études phycologiques. Paris.

Williams, J. Ll., 1899, New Fucus Hybrids. Annals of Botany, **13**, 187—188.

Cecidologische Notizen III[1]).

Von **Ernst Küster** (Gießen).

Mit 2 Abbildungen im Text.

Die Entwicklung irgendwelcher Gallen über ihr natürliches Maß hinaus zu fördern, d. h. über das Maß hinaus, welches unter den in der freien Natur verwirklichten Bedingungen ihren Wachstums- und Differenzierungsprozessen gesteckt ist, hat namentlich Beyerinck mit vielseitigen Experimenten erfolgreich versucht.

Beyerinck hat darauf aufmerksam gemacht, daß manche Pontania-Gallen (auf Salix), die man von ihren Wirtsorganen ablöst, unter günstigen Bedingungen nicht nur lange am Leben bleiben, sondern sich auch kräftig bewurzeln[2]). Durchwachsene Triebspitzengallen zeigen, daß die in den Gallenblätterspitzen verborgenen Vegetationspunkte normale Zweige liefern. Beyerinck fand, daß Bedeguare (Rhodites rosae auf Rosa) ihre Filamente zu einfachen oder gefiederten Blättchen werden lassen können, wenn man an den Gallenwirten rechtzeitig Wurzellohden und Seitenzweige entfernt.

In diesen und ähnlichen Fällen[3]) handelt es sich um organoide Bildungen. Die Gewebe der Gallen zu besonderer, abnorm gesteigerter Entwicklung zu bringen, gelingt durch Steigerung der Ernährung [Vöchtings Versuche an Heterodera-infizierten Sonnenrosen[4])]. Dem Experiment zunächst nicht leicht zugänglich sind die Fragen, welche uns die „Mischgallen“[5]) vorlegen, d. h. die Produkte, die nach Infektion einer Galle durch ein fremdes Zezidozoon zustande kommen. Es läßt sich annehmen, daß einmalige oder gar wiederholte Neuinfektion einer Galle durch Zezidozoen gleicher oder verschiedener Art das Wachstum der Gallen abnorm zu steigern imstande sein wird. Durch Pfropfung

1) Vgl. Flora, Bd. **90**, 1902, S. 67 und Bd. **92**, 1903, S. 380.

2) Beyerinck, M. W., Über das Cecidium von Nematus capreae auf Salix amygdalina (Bot. Ztg. 1888, Bd. **46**, S. 1).

3) Vgl. Küster, Gallen der Pflanzen 1911, S. 305 ff.

4) Vgl. Küster a. a. O., S. 320.

5) Vgl. Küster a. a. O., S. 317.

die Gewebsbildung der Gallen zu beeinflussen, ist bereits wiederholt versucht worden, bisher jedoch ohne nennenswerte Erfolge[1]).

Ein einfaches Verfahren, bestimmte Gallen zu einer Gewebsbildung anzuregen, die über die normale Histiogenese hinausgeht, besteht darin, daß man jene oder die gallentragenden Organe im dampfgesättigten Raume verweilen läßt.

Eriophyes tiliae ruft, wie bekannt, auf den Blättern der Linden ein Erineum hervor, das sich vorzugsweise auf der Unterseite der Spreiten in den für die Filzgallen charakteristischen Formen entwickelt. Die Größe und die Form der Erineumrasen, ihre Beziehungen zu Blattrand und Blattnerven usw. wechseln sehr; auch die Blattoberseite, sogar der Blattstiel zeigen sich oft infiziert[2]). Namentlich von Frank beachtet worden sind diejenigen Lindenfilzgallen, bei welchen die besiedelten Spreiten auf beiden Flächen an korrespondierenden Arealen Erineumhaare liefern, zumeist aber so, daß die eine der beiden Flächen sehr kräftige Haare trägt, die andere nur schwächere Behaarung aufweist. An manchen Standorten findet man selbst an stark infizierten Baumbeständen nur einseitige, an anderen neben einseitigen auch viele doppelseitige Erineumgallen oder sogar ausschließlich die letzteren. Frank hat durch seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen dargetan, daß der Haarrasen der beiden Spreitenflächen sich nicht gleichzeitig entwickelt, sondern zunächst an der von den Milben direkt besiedelten, später an der dem Infektionsareal korrespondierenden Fläche der anderen Seite[3]): nur zwischen den Haaren der unmittelbar besiedelten Fläche sind Zezidozoen nachweisbar; auf der entgegengesetzten sind keine Tiere zu finden. Nun ist zwar auch von zahlreichen anderen Phytoptozezidien bekannt, daß beide Seiten eines infizierten Blattabschnittes zur Haarbildung kommen; beim Erineum der Linde ist aber der Fall insofern von besonderem Interesse, als das zwischen den beiden haarliefernden Epidermen liegende Mesophyll der Lindenblätter in sehr vielen Fällen zu keinerlei Wachstumsleistungen angeregt wird,

---

1) Küster, E., Über die Gallen der Pflanzen (Fortschritte der naturwiss. Forschung, Bd. 8, 1913, S. 115, 153). Magnus, W., Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren, Jena 1914, S. 86, 87.

2) Vgl. z. B. Houard, C., Les Zoocécidies des plantes d'Europe, T. 2, 1909, p. 714ff., und die sehr eingehende Beschreibung von Schlechtendal, D. H. R. v. Eriophyidocecidien (2. Lief. von Rübsaamen, Die Zoocecidien Deutschlands, Stuttgart 1916, S. 362ff.).

3) Frank, A. B., Die tierparasitären Krankheiten der Pflanzen (Krankh. d. Pfl. Bd. 3). Breslau 1896, S. 47.

in anderen höchstens durch minimales Flächenwachstum eine schwache Ausbeulung der Blätter bewirkt[1]).

An vielen Standorten sucht man nach doppelseitigen Filzgallen umsonst, auch wenn die Bäume die Spuren starker Infektion tragen. Es ist bekannt, daß manche Eriophyes-Arten in verschiedenen Varietäten vorkommen, und es läßt sich zur Zeit noch nicht beurteilen, ob und inwieweit geringe Unterschiede in der Struktur der Gallen wie die soeben angeführten vielleicht auf (morphologisch oder nur physiologisch unterscheidbare) Rassen der Zezidozoen zurückzuführen sind. Es wäre bei den vorliegenden Unterschieden der Gallen weiterhin zu fragen, ob individuelle Unterschiede der Gallenwirte zu ihrer Erklärung heranzuziehen sind, oder ob irgendwelche Außenweltsbedingungen (Klima und Boden) die Hauptrollen spielen.

Mit Lindenblättern, welche einseitiges Erineum auf der Unterseite der Spreiten tragen, läßt sich leicht folgender Versuch durchführen: man läßt die gallentragenden Spreiten oder Stücke von ihnen auf Wasser schwimmen. Bedient man sich geschlossener Schalen, so befinden sich die Oberseiten in dampfgesättigter Luft. Die Zellen der oberseitigen Epidermen wachsen binnen 4 oder 5 Tagen zu typischen Erineumhaaren aus, vorausgesetzt, daß die Blätter nicht allzu alt sind (Versuche im Juni). Läßt man die Blätter mit ihrer Oberseite auf dem Wasser schwimmen, so bleibt das anomale Haarwachstum aus; wohl aber erfolgt noch nachträglich ein solches binnen wenigen Tagen, wenn man die Blätter umkehrt und nunmehr mit ihrer behaarten Unterseite auf das Wasser auflegt.

Der in feuchter Luft entstandene Erineumrasen ist niemals so üppig wie der in der freien Natur erwachsene. Dicke, weiße, pelzähnliche Beläge sah ich niemals entstehen, vielmehr nur schwache, oft sehr spärliche Haargruppen. Unter dem Mikroskop sieht man die neu entstandenen Haarzellen, wie die Epidermiszellen, welche nur zu kurzen papillen- oder blasenähnlichen Formen herangewachsen sind, reich mit Protoplasma gefüllt. Die Dicke der Wände der Haare ist auffallend ungleich, die Form der Haare gleicht der der typischen Erineumhaare; doch sah ich auch im Wasserversuch relativ dichte Rasen enstehen, die aus Keulenhaaren sich aufbauten; solche sind von anderen Erineumformen zwar bekannt, das typische Lindenerineum hingegen weist nur regelmäßige Zylinderformen auf. Ich verweise auf die umstehende Figur 1.

---

1) Vgl. Küster, Pathol. Pflanzenanatomie, 1. Aufl., Jena 1903, S. 115.

Es ist klar, daß die künstlich hervorgerufenen Erineumrasen ätiologisch durchaus den Intumeszenzen[1]) entsprechen; diesen gleichen sie auch histologisch — höchstens, daß die Lindenhaare die typischen Intumeszenzen durch ihren Eiweißreichtum übertreffen. An Blättern der Espe (Populus tremula u. a.) lassen sich durch dieselbe Methode, die den Gallen gegenüber sich brauchbar zeigte, Mesophyllintumeszenzen in großer Zahl erzeugen. An den Blättern der Linde entstehen solche bei gleicher Behandlung nicht, und bei den schwimmenden Blättern unserer Versuche entstehen die Haarfilze nur an denjenigen Arealen, welche mit den unterseitigen typischen Gallenfeldern korrespondieren. Übrigens finden sich an denselben Linden, deren Blätter so reich mit unterseitigem Erineum ausgestattet sind, gelegentlich auch solche, welche oberseits infiziert worden sind: diese lassen sich durch die geschilderte Methode zur Bildung unterseitiger sekundärer Haarrasen bringen. Die in Fig. 1 dargestellten Proben entstammen übrigens durchweg denjenigen Objekten, welche unterseits von Milben besiedelt worden waren und oberseits die sekundären Rasen trugen. Tilia platyphyllos und T. ulmifolia verhalten sich gleich. —

Aus den geschilderten Versuchsergebnissen geht hervor, daß die Blätter der Linden in dampfgesättigter Luft „Intumeszenzen“ liefern, wenn die Epidermen durch die Einwirkung des Eriophyes tiliae oder bestimmter Rassen dieses Zezidozoons hierzu befähigt worden sind. Wir dürfen weiterhin sagen, daß die Blätter mancher Lindenbäume nach Infektion durch bestimmte Milbenrassen an den besiedelten Arealen schon dann intumeszenzenähnliche Epidermisprodukte entstehen lassen, wenn die Feuchtigkeit der sie umgebenden Atmosphäre eine mittlere ist (doppelseitiges Erineum).

Wir wissen, daß viele Gallen — und oft auch die Filzgallen — von entsprechenden nichtinfizierten Anteilen derselben Pflanze sich durch großen Stoffreichtum unterscheiden. Vielleicht genügt dieser bereits, um die Intumeszenzbildung an den Milbenarealen der Lindenblätter zu erklären. Künstliche Fütterung der Lindenblätter mit Kohlenhydraten (Kultur der Spreiten auf 5 % Glukose) fördert jedoch die Intumeszenzbildung in keiner Weise. Auch ist die Eigentümlichkeit, in dampfgesättigter Atmosphäre glatte Epidermen zu Haaren auswachsen lassen zu können, weder bei den Milbengallen noch bei anderen Kategorien von Zezidien weit verbreitet, obwohl der ihnen allen gemeinsame Nährgehalt an Stärke und Eiweiß solche Reaktionen umso eher

1) Küster, Pathol. Pflanzenanatomie 1916, 2. Aufl., S. 44.

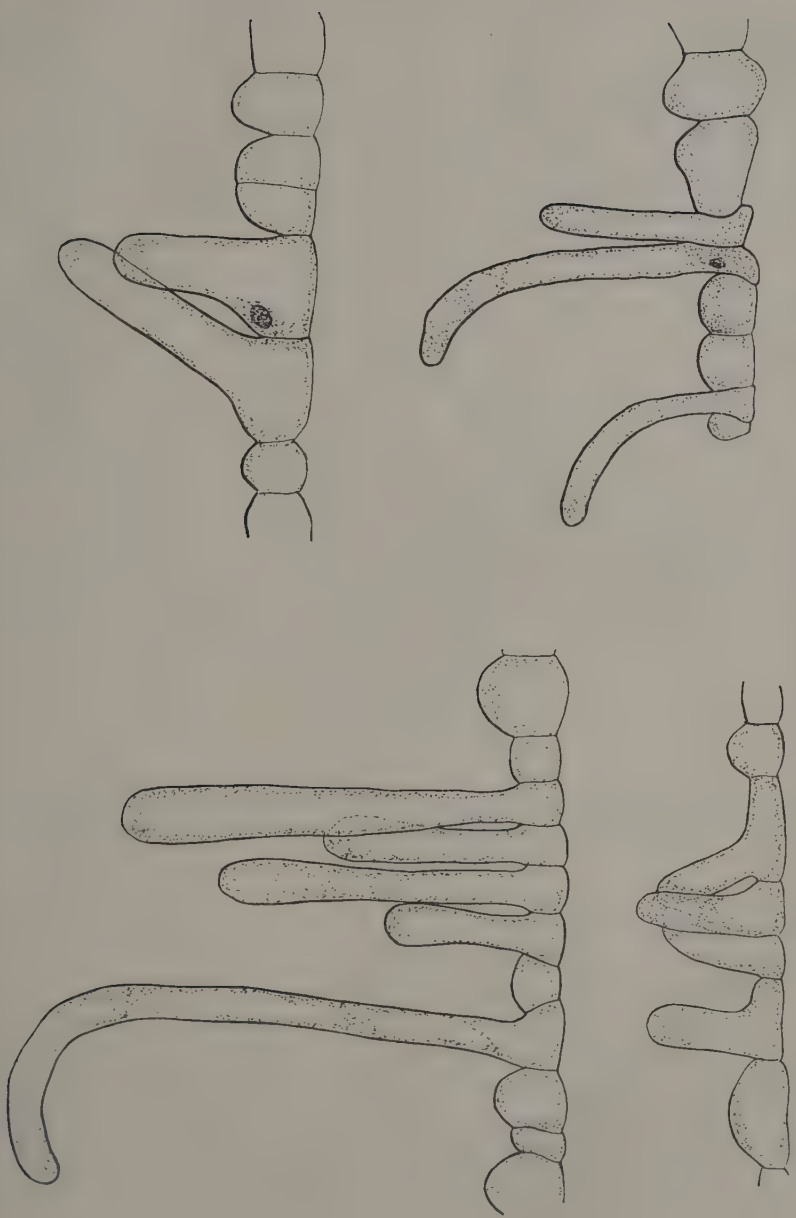


Fig. 1. Sekundäre, d. h. nachträglich im dampfgesättigten Raum entstandene Haarrasen der Tilia-Blätter.

erwarten lassen könnte, als — zumal bei den Milbengallen — Haarbildung zu den verbreitetsten und auffälligsten Teilprozessen der Cecidogenese gehört. In Fig. 2 ist der Querschnitt durch zwei Cephaloneon-Beutel des Acer pseudo-platanus dargestellt; stark infizierte Blätter sind für 6 Tage auf 5%ige Glukoselösung gelegt und in feuchter Luft zur Produktion von auffallend langen Haaren gebracht worden, so daß an den Gallenmündungen geradezu pinselähnliche Haarschöpfe sichtbar werden. Wie die Gallen des Acer pseudo-

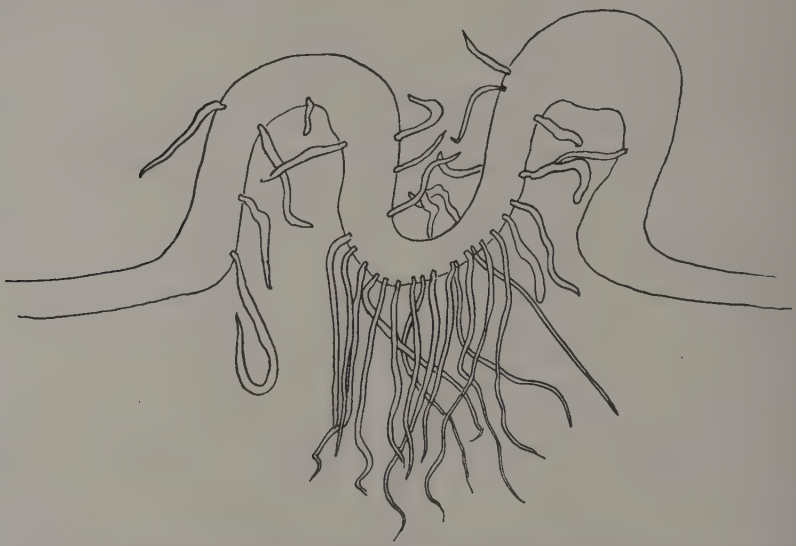


Fig. 2. Querschnitt durch zwei Cephaloneongallen des Ahorns. Zwei Gallen wölben sich auf der Blattoberseite vor; die sekundären Haarbildungen entwickeln sich auf der (beim Versuch nach oben gewandten) morphologischen Unterseite des Blattes.

platanus verhält sich auch das Cephaloneon myriadeum des Acer campestre (Eriophyes macrorrhynchus).

Im übrigen kann ich nur über negative Ergebnisse berichten. Erineumgallen von Vitis, Alnus, Iuglans und Acer ließen sich — auch bei vierwöchentlichem Verweilen im Dampfbad — nicht in doppelseitige Haarrasen verwandeln. Das Ausbleiben der an den Infektionsarealen erwarteten Intumeszenzen konnte vielleicht bei Vitis deswegen besonders überraschen, weil das Erineum des Rebstockes in der freien Natur zuweilen[1]) doppelseitig auftritt. Vielleicht lassen sich

1) Vgl. Schlechtendal, a. a. O., S. 387.

in Fällen besonders starker Infektion oder nach Einwirkung besonders virulenter Milbenrassen auch im Dampfbadversuch doppelseitige Filzrasen noch erzielen. —

Versuche mit Lindenblättern habe ich zu verschiedenen Zeiten — zuletzt Mitte Juli mit Material verschiedenster Provenienz angestellt. Die Juli-Versuche ergaben hinsichtlich der Intumeszenzbildung ebenfalls ein positives Resultat, wenn auch die Haarrasen recht schmächtig ausfielen. Auf alle Fälle handelt es sich bei den künstlich hervorgerufenen Erineumrasen um Produkte, die am ausgewachsenen Material entstehen. Thomas hat den „Fundamentalsatz der Zezidiologie" aufgestellt, nach welchem Gallenbildung nur möglich ist, solange der betreffende Pflanzenteil noch in der Entwicklung begriffen ist. Bei den doppelseitigen Erineumbildungen der Linde haben wir es nach dem Gesagten mit Gallen zu tun, von welchen zum mindesten einige histiogenetische Teilprozesse nicht an den embryonalen Zustand der Substrate gebunden sind, sondern unter geeigneten Außenweltsbedingungen noch an Zellen des Dauergewebes sich abspielen können. Auch in diesem Punkte ist ein Vergleich der beschriebenen Haarbildungen mit den typischen Intumeszenzen angezeigt, da diese — ebenso wie die hyperhydrischen Wucherungen der sekundären Rinde — auch aus Dauergewebe sich entwickeln können.

Rückdifferenzierung als Voraussetzung ontogenetischer Entwicklung.

Von **K. Linsbauer** (Graz).

Der Rhythmus der Entwicklung, der die Kontinuität des Lebens gewährleistet, bildet eines der fundamentalen Probleme der experimentellen Morphologie. Goebel, der dank seiner reichen Erfahrungen auch dieses Gebiet in hervorragendem Maße gefördert hat, faßte seine Anschauungen über Entwicklung in seiner gedankenreichen Abhandlung über Regeneration (1902, S. 406) in einigen Sätzen zusammen, von denen wir einen an den Ausgang unserer Erwägungen stellen wollen:

„Die ‚somatischen Zellen' sind embryonale Zellen, die gewissermaßen inkrustiert sind, d. h. es ist zu dem in den embryonalen Zellen Vorhandenem noch etwas gekommen, das ihnen ihren charakteristischen Stempel aufdrückt. Die ‚Inkrustation' kann aber bei vielen Pflanzen, namentlich wenn sie nicht zu weit fortgeschritten ist, wieder aufgelöst werden, die Zelle wird dann wieder embryonal."

Diese Auffassung ist von grundlegender Bedeutung; sie trifft zwischen zwei Möglichkeiten die Entscheidung in dem Sinne, daß die Abnahme der Entwicklungspotenzen bei fortschreitender Differenzierung nicht auf deren Verlust, sondern lediglich auf ihrem Latentwerden beruht. Sie stellt sich somit in Gegensatz zur Weismannschen Hypothese, welche die Entwicklung auf die Wirksamkeit eines Determinierungsmechanismus zurückführen wollte.

Jedes weitere Eindringen in das Wesen des Entwicklungsgeschehens wird an diese Erkenntnis anknüpfen müssen. Worin besteht dieser „Inkrustierungsprozeß", wie kommt er zustande und auf welche Weise kann er rückgängig gemacht werden? Können wir heute an eine kausale Aufhellung des Problems auch nicht im entferntesten denken, so soll im nachstehenden doch der Versuch gemacht werden, zu dessen Klärung beizutragen[1]).

1) Über die kausale Seite des Problems, die hier nicht erörtert werden soll, siehe die jüngste zusammenfassende Darstellung von Weber (1924).

I. Einleitend dürfte es sich empfehlen, einige Begriffe, mit denen wir in der Folge zu operieren haben, in Kürze zu umgrenzen, um möglichen Mißverständnissen von vornherein vorzubeugen.

Unter „Entwicklung" soll mit Haeckel (1866, S. 18) verstanden sein: „die gesamte Reihe aller Formveränderungen . . . , welche das Individuum während der ganzen Zeit seiner Existenz, von seiner Entstehung durch Zeugung[1]) bis zu seiner Vernichtung durch Tod oder Selbstteilung durchläuft". Haeckel unterschied bei diesen Vorgängen der Ontogenese drei Phasen: Evolution, Transvolution und Involution oder Rückbildung. Die Involution wird als rückschreitende Veränderung der Formverhältnisse charakterisiert, die eine Dekreszenz der Funktion im „Greisenalter" begleitet; die charakteristische Entwicklungsfunktion wäre die Degeneration. Wir wollen den gleichen Terminus in einem wesentlich anderen Sinne gebrauchen.

Ich habe gelegentlich anläßlich einer Studie über Meristeme (1916) zwischen progressiven und regressiven Meristemen unterschieden und sie dahin charakterisiert, daß jene auf dem Wege der Teilung zu zunehmender Differenzierung unter gleichzeitig abnehmender Determinierung Anlaß geben, während bei diesen die Teilungen gerade umgekehrt zu einem Zellenmaterial von geringerem Differenzierungsgrad und zunehmender Entwicklungspotenz führen. Die Entwicklung kann somit entgegengesetzte Wege einschlagen; sie führt zum Tod als dem letzten Stadium progressiver Evolution oder zurück zu einem Stadium geringerer Differenzierung oder — wenn man den Ausdruck gebrauchen will — zu einer „Verjüngung". In diesem Sinne wollen wir auch von einer Evolution und einer Involution oder Rückbildung sprechen. Diese Verhältnisse gewinnen dadurch an Mannigfaltigkeit, daß die auf progressivem Wege sich vollziehende Ausbildung eines Organs mit einer teilweisen Entdifferenzierung der dasselbe aufbauenden Zellen verknüpft sein kann und umgekehrt, so daß es von vornherein zweckmäßig erscheint, wenigstens dort, wo ein Zweifel möglich wäre, ausdrücklich zwischen histogener und zellulärer Evolution (Differenzierung) bzw. Involution (Entdifferenzierung) zu sprechen. Für die Einzelligen fallen naturgemäß beide Formen der Entwicklung zusammen.

Jede Entwicklung setzt mit einer embryonalen Vorstufe ein. Der allgemein übliche Begriff „embryonal" läßt indessen jede schärfere Fassung vermissen. Sachs als Physiologe erkannte sehr richtig, daß sich der embryonale Charakter nicht durch eine Aufzählung gewisser

1) Und sinngemäß auch von ungeschlechtlichen Reproduktionszellen aus.

histologischer Charaktere, also nicht strukturell, sondern nur funktionell erfassen läßt[1]). Seine wesentliche Leistung besteht nicht lediglich in einer Vermehrung des Zellenmaterials, sondern darin, „daß in ihnen die Anfänge der neuen Aussprossungen und der Gewebebildung zu sehen sind" [1880[2])]. Es gibt kein embryonales Plasma, sondern nur ein solches im embryonalen Zustande. Dieser Zustand ist aber nur aus dem künftigen Schicksal, aus den Entwicklungspotenzen, erkennbar. Je größer die einer Zelle zukommende Entwicklungsmöglichkeit, auf eine desto tiefere embryonale Stufe müssen wir sie stellen. In einem meristematischen Gewebekomplex, wie wir ihn z. B. in einem Vegetationskegel antreffen, können wir daher in einem bestimmten Zeitpunkte Elemente recht verschiedener embryonaler Stufe antreffen. So habe ich mich z. B. auf Grund von Regenerationsversuchen an Sproßvegetationspunkten (1915) veranlaßt gesehen, im Urmeristem einen besonderen Komplex, die äußerste Kuppe des Vegetationskegels (Archimeristem) zu unterscheiden, dem nachweislich noch ein größeres Maß von Entwicklungspotenzen zukommt als den übrigen Zellen. Aber auch dieser Komplex ist nur relativ totipotent, insofern als sich von ihm nur Elemente des Sprosses, nicht aber etwa der Wurzel ableiten können. Wir müssen offenbar noch weiter zurückgehen, um einen Zustand aufzufinden, in dem noch sämtliche artspezifische Entwicklungsmöglichkeiten in potentia gelegen sind. d. h. in dem die Gesamtheit der Erbanlagen und das Substrat zu deren Realisierung gegeben, im übrigen aber nur das primäre „Grundvermögen" des Plasmas (Reizbarkeit, Kontraktilität, Assimilation usw.) vorhanden ist (vgl. A. Tschermak, Bd. 1, Tl. 2, S. 336, 401, 409), ohne nach Qualität, Intensität und Richtung bestimmt zu sein. Dieses zunächst nur theoretisch zu postulierende Stadium, soll als „indifferenter Zustand" bezeichnet werden[3]). Die

---

1) Roux (1912, S. 123) unterscheidet embryonal „der Potenz nach" und „der Struktur nach". Letzteres ist der Fall bei Gebilden, „welche noch die wesentliche sichtbare Beschaffenheit der embryonalen Gebilde haben". Worin diese Beschaffenheit aber besteht, läßt sich zwar für bestimmte Fälle erfahrungsgemäß angeben, aber nicht allgemein formulieren. Ob und in welchem Maße eine Zelle embryonal ist, läßt sich immer nur aus ihrer potentiellen Befähigung erschließen.

2) Ges. Abh., S. 1124 f. bzw. S. 1225.

3) Damit soll natürlich nicht gemeint sein, daß das Plasma in irgendeinem Momente der Entwicklung eine völlig indifferente Masse darstellen könnte. Es ist in dieser Hinsicht Driesch durchaus beizupflichten, wenn er sagt: „Es liegt nämlich durchaus kein Grund vor, weder das Ei in irgendeiner Hinsicht (etwa bzgl. des Kerns) für komplizierter, noch irgendwie (etwa bzgl. des Plasmas) für weniger „kompliziert" zu halten als irgendeine Gewebszelle". „Was vom Ei gilt, das gilt

Frage, ob ein solcher Zustand tatsächlich realisiert ist, braucht uns jetzt nicht zu beschäftigen. Jedenfalls setzen mit Beginn der Entwicklung unter dem Einflusse der ganzen Umwelt sofort Reize ein, die das Auftreten von (zunächst vielleicht nur temporären) Strukturen bedingen. „Die strukturell orientierte und gesteigerte Funktion begünstigt hinwiederum die Weiterausbildung und Vermehrung der Struktur, diese steigert neuerdings die Funktion. Es ergibt sich somit der bekannte Zirkel zwischen Funktion und Struktur, worin beide gleichermaßen autokatalytisch wirken." (Tschermak, l. c., S. 409.)

Solange wir den Begriff „embryonal", zu dessen Klärung insbesonders Sachs (1878, 1880), Pfeffer (1901), Noll (1903) und Goebel (1902) beigetragen haben, in rein entwicklungsphysiologischem Sinne als Ausdruck für einen noch entwicklungsfähigen Zustand gebrauchen, ist er vollkommen klar bestimmt. Nun wird ihm aber häufig auch ein vererbungstheoretischer Sinn unterlegt, indem er mit dem Begriff „Idioplasma" oder „Keimplasma" verquickt wird. Wenn es Noll (l. c., S. 291) als mißlich empfindet, daß Pfeffers Ausführungen über den Embryonalbegriff an Unklarheit leiden, so liegt es, wie mir scheint, wesentlich daran, daß Pfeffer zwar die Weismannsche Auffassung vom Dualismus der plasmatischen Substanz ablehnt (l. c., S. 179), aber doch dessen Terminologie mit der Sachsschen Vorstellung von der embryonalen Substanz verknüpft. Pfeffer faßt die Ausdrücke „Idioplasma", „Keimplasma", „Erbmasse" und „embryonale Substanz" als gleichwertig (l. c., S. 179). Eine ähnliche Identifizierung findet man auch gelegentlich bei Roux (1881, S. 55), indem der Ausdruck „embryonal" als synonym mit „vererbt" gebraucht wird, was nur zu Unklarkeit und Verwirrung Anlaß geben muß. „Idio- oder Keimplasma" sind ein Ausdruck für die Vererbungstendenz, während „embryonal" die Entwicklungsmöglichkeit bezeichnet. Daß die beiden Begriffe nicht identisch sein können, geht schon rein äußerlich daraus hervor, daß man bekanntlich vielfach geneigt ist, das Keimplasma in den Zellkern zu lokalisieren, was von der embryonalen Substanz zu behaupten, niemanden in den Sinn gekommen ist. Das Keimplasma ist jedenfalls nicht an den embryonalen Zustand gebunden.

Dadurch, daß Weismann das Keimplasma in einen Gegensatz zum somatischen Plasma brachte, schuf er sich selbst eine Schwierig-

auch von allen solchen Zellen, die irgendwie als „undifferenziert" oder „embryonal" bezeichnet werden; wenn sie wirklich „undifferenziert" wären, so könnten sie wohl nicht eine bestimmte typische Rolle spielen, wenn es darauf ankommt" (Driesch, 1896, S. 198f.). Vgl. überdies S. 364.

keit, die ihn zu einer etwas gesuchten Hilfshypothese nötigte. Damit der Forderung nach „Kontinuität des Keimplasmas“ Rechnung getragen werde, mußte er bei ausgesprochenem Mangel einer Keimbahn sowie zur Erklärung gewisser Regenerationsvorgänge zur Annahme eines „Nebenkeimplasmas“ Zuflucht nehmen, das unter Umständen neben dem somatischen Plasma sich erhalten können soll (Weismann, 1902, S. 420; zuerst 1894).

Dieser Hypothese gegenüber scheint mir Oskar Hertwigs Auffassung einen entschiedenen Fortschritt zu bedeuten. Nach ihm sind alle aus dem befruchteten Ei entstehenden Zellen Träger der vollen Erbmasse, die er in den Zellkern verlegt, und daher nur ihrem Zustande nach verschieden, der Art nach aber gleich. „Die histologischen Unterschiede innerhalb der Zellen sind erst sekundären Ursprungs, sie beruhen auf Verschiedenheiten der für besondere Zwecke ausgeschiedenen Bildungsprodukte des Protoplasmas, der formed matter von Beale; ihre Artgleichheit dagegen beruht — was viel wichtiger ist — auf der Organisation der Plasmaprodukte erst bildenden Zelle, der forming matter, besonders aber auf der Konstitution des von den Geschlechtszellen überkommenen Idioplasmas, welches für jede Organismenart ein besonderes ist. In den histologischen Unterschieden eines Organismus erblicke ich daher nur verschiedene Zustände von Zellen, die in der Konstitution ihres Idioplasmas übereinstimmen und als Abkömmlinge einer gemeinsamen Mutterzelle der Art nach gleich sind“ (1898, S. 64).

Wenn wir das Idioplasma als Träger der Mendelgene betrachten, so ist damit nicht gesagt, daß nicht auch das Nicht-Idioplasma, es sei kurz als „Restplasma“ bezeichnet, artspezifisch wäre. Andererseits wäre es, wie ich glaube, verfehlt, anzunehmen, daß sich der embryonale Zustand des Protoplasmas nur in diesem Restplasma äußere, während das Idioplasma im Zellenleben unveränderlich bleibe. Ich meine vielmehr, daß es gleichfalls in einen Arbeitszustand übergehen wird, und daß erst bei der Mitose sein „indifferenter“ Zustand wieder hergestellt wird. Die von Haecker (1908, S. 4) gegen eine derartige Auffassung vorgebrachten Bedenken vermag ich nicht zu teilen.

Das Ergebnis unserer bisherigen Erwägungen können wir in folgende Sätze zusammenfassen.

1. Wir unterscheiden:

vom	cytologischen Standpunkte:	Nukleoplasma und Cytoplasma
„	vererbungstheoret. „	Idioplasma und Restplasma
„	entwicklungsphysiol. „	embryonaler (indifferenter) und somatischer (Arbeits-) Zustand.

2. Die lebende Substanz weist verschiedene ineinander übergehende Zustände der Differenzierung (und damit verbundener Determinierung) auf; „indifferent" und „somatisch" bezeichnen Grenzzustände.

3. Im embryonalen Zustande befindet sich der Protoplast in einem Zustand relativer Inaktivität (er hat noch völlige Handlungsfreiheit); im somatischen Zustande, dem Zustande der Aktivität, ist er in qualitativer und quantitativer Hinsicht auf eine mehr oder weniger bestimmte Gruppe von Arbeitsleistungen unter mittleren Bedingungen eingestellt; die Zelle ist zur „Arbeitszelle" geworden.

Das Involutionsproblem bildet seit Dezennien den Gegenstand des Studiums und der Kontroverse. Korschelt neigt der Ansicht zu, daß die Regeneration bei tierischen Organismen auf Grund einer Rückdifferenzierung ausgebildeten Zellenmaterials erfolgt; bei Pflanzen liegen dagegen nicht nur allenthalben „bildungsfähige (vielleicht embryonal gebliebene) Zellen und Zellkomplexe vor („Organreserven" im Sinne Goebels), es wäre außerdem die Spezietät der Zellen eine geringe und offenbar die Rückkehr zu einem indifferenten Zustand sowie die Umbildung in andersartige Zellen viel leichter durchführbar" (1907, S. 100). In solchen Fällen käme den Zellen nicht Spezietät, sondern Äquipotentialität zu. Haecker, der sich in letzter Zeit mit diesem Fragenkomplex beschäftigte, sieht sich zur Feststellung veranlaßt: „so ist auf ontogenetischem Gebiete der Stand der Dinge auch heute noch im wesentlichen derselbe wie zur Zeit, als Korschelt sein zusammenfassendes Referat über Regeneration und Transplantation veröffentlicht hat" (1922, S. 11). Haecker selbst unterscheidet auf Grund des vorliegenden Tatsachmaterials zwei Fälle regenerativer Entwicklung, eine richtige Entwicklungsumkehr, die Reversion und die Iteration, bei der die Neubildung ihren Ursprung von indifferenten (embryonalen) Zellen aus nimmt. Hier ist nicht der Ort, erneut auf die Differenzen in der Deutung der verschiedenen Fälle einzugehen — wir verweisen auf die Zusammenfassungen von Cohen-Kysper und Haecker —, es soll nur bezüglich der Pflanzen hervorgehoben werden, daß die Adventivsproßbildung in Fällen wie Begonia, Torenia, Drosera als Reversion aufgefaßt wird, während in der Regel die Ersatzbildungen auf Iteration beruhen dürften. Als Reversion gelten ferner u. a. zwei Bildungsvorgänge, die uns in der Folge noch beschäftigen werden, die „natürliche Neubildung bei Protozoen" und die „rückläufige Entwicklung isolierter Furchungszellen" nach Cohen-Kysper.

II. Ich habe schon bei früherer Gelegenheit im Anschluß an Winkler (1903) auf einen durchgreifenden Unterschied zwischen progressiven und regressiven Teilungen hingewiesen. Während jene mit Wachstumsvorgängen der beteiligten Zellen verknüpft sind, haben letztere den Charakter der „Furchung", bei der die Mutterzelle in eine Anzahl Teilprodukte zerlegt wird, die (wenigstens zunächst) ihr Volumen nicht vergrößern. Vorhandene oder mangelnde Verknüpfung zwischen Wachstum und Teilung bildet jedoch offenbar nur ein Symptom des verschieden gerichteten Entwicklungsvorganges, in dessen Wesen dadurch noch kein genügender Einblick gewonnen wird. Die kausale Erklärung des Teilungsvorganges soll uns hier nicht weiter beschäftigen, wir wollen uns vielmehr die Frage nach dem Sinn der Teilung vorlegen. Man wird dabei zuförderst an die mit ihr verknüpfte Zellvermehrung und an die Wiederherstellung der durch das Wachstum gestörten Kernplasmarelation denken. Damit allein erschöpft sich indessen das Wesen der Teilung noch keinesfalls.

Die klarste Antwort dürfen wir von den Einzelligen erwarten, da sie ein verhältnismäßig einfaches geschlossenes System darstellen. Die Teilung ist bei ihnen zweifellos mit einer partiellen Einschmelzung plasmatischer Strukturen, also mit einer teilweisen Entdifferenzierung verknüpft, die sich an geeigneten Objekten unmittelbar beobachten läßt (Stylonychia [Wallengreen 1901], Planktonella, [Haecker 1908], zit. nach Haecker 1922, S. 5). Aber auch in Fällen, in denen eine Auflösung von Strukturen beim Teilungsvorgange keinen sichtbaren Ausdruck findet, haben wir einen zureichenden Grund, eine solche anzunehmen, sonst bliebe die Erscheinung, die man mit Weismann mit dem wenig glücklichen Begriff der „potentiellen Unsterblichkeit der Einzelligen" bezeichnet, völlig unverständlich. Pfeffer (1901, S. 4, 285) bezeichnet die Einzelligen als „Asomatophyten" und schrieb ihnen, wie schon vor ihm Sachs, einen dauernd embryonalen Charakter zu, da sie die Fähigkeit zur Teilung bewahren. Eine solche Auffassung identifiziert jedoch unberechtigterweise embryonal mit teilungsfähig. Der embryonale Zustand ist jedoch notwendig an (relative) Undifferenziertheit gebunden, was für die Einzelligen — man denke an den hochspezialisierten Bau gewisser Infusorien, Radiolarien usw. — durchaus nicht zutrifft. Durch die Teilung werden sie vielmehr erst infolge des damit verbundenen Einschmelzens gewisser (struktureller oder physikalisch-chemischer) Differenzierungen, die sie in ihrem individuellem Leben in Anpassung an die spezifischen Umweltsbedingungen erworben haben, auf eine Stufe relativer Embryonalität zurückgeführt. Dem Einwand

etwa, daß nur ein bestimmter Anteil des Plasmas als undifferenzierte Anlage (oder Reserveidioplasma) vorhanden wäre, der die Teilung veranlaßt und ermöglicht, kommt wohl keine Berechtigung zu. Es widerspricht schon von vornherein dem Begriff des „Systems", daß einzelne Teile desselben sich dauernd unbeeinflußt von dem Wechsel der Systembedingungen sollten erhalten können; die Anwesenheit eines indifferenten Plasmakomplexes innerhalb einer differenzierten Zelle ist insolange unmöglich, als diese ein geschlossenes System bildet. Solange eine Differenzierungsmöglichkeit innerhalb des Systems gegeben ist, muß sie den Realisationsbedingungen entsprechend zu Ende geführt werden, wenn nicht vorher ein Anstoß zu regressiver Entwicklung gegeben ist. Gegen die Anwesenheit undifferenzierter Anlagen sprechen aber auch die Ergebnisse der Regenerationsversuche an Protozoen.

Mit den sogenannten „embryonalen Anlagen" nicht zu verwechseln ist der Fall des Eintrittes eines embryonalen Zustandes in einem Teil des Protoplasten, wie ihn Noll bei Siphoneen konstatierte (1903, S. 328). Gleiches darf wohl auch für Einzellige und andere Zellindividuen angenommen werden. Wir können uns vorstellen, daß in jedem System eine differenzierende Kraft bestimmter, für dasselbe charakteristischer Größe vorhanden ist. Geht die Assimilation über ein bestimmtes Ausmaß hinaus, so kommt es zur Produktion eines Plus an plasmatischer Substanz (Assimilationswachstum), die dem räumlich und quantitativ beschränktem Differenzierungsvermögen des Systems entrückt bleibt und daher einen indifferenten Charakter annimmt. Das gleiche könnte aber auch erzielt werden durch eine Abnahme des Differenzierungsvermögens bei unveränderter Plasmamasse, wobei sich der dem Wirkungsbereich entzogene Anteil zu einem embryonalen Zustand zurückbildet. Solche auf einem dieser Wege gebildeten embryonalen Anteile dürften zu einer Gleichgewichtsstörung führen, die den Anlaß zu einer Teilung des ganzen Systems gibt, bei der es zu einer mehr oder weniger weitgehenden Einschmelzung vorhandener Strukturen kommt. Diese Vorstellung ist geeignet, die Tatsache begreiflich zu machen, daß einerseits günstige Ernährungsbedingungen die Teilungsrate beschleunigen, mit anderen Worten in kurzen Intervallen zur Einschaltung regressiver Phasen führen, und daß andererseits auch ungünstige Ernährungsbedingungen den Anstoß zur Involution abgeben können.

Die Erfahrungen an Einzelligen lassen unzweifelhaft erkennen, daß die regressive Entwicklung bei der Teilung nicht zur vollen Indifferenz zurückführt. Unter gleichbleibenden Bedingungen muß sie offenbar annähernd denselben Grad erreichen, indem sie lediglich zur

Einschmelzung der „Altersstrukturen“ führt, wie schon durch die Möglichkeit bewiesen wird, Einzellige auf rein vegetativem Wege durch eine Reihe von Generationen ohne Veränderungen ihrer Eigenschaften zu erhalten. (Woodruff 1911, Hartmann 1917 u. a.). Da aber andererseits doch im Laufe der Generationen Veränderungen auftreten, die zum Speziestod hinführen, so kann die mit der Teilung verknüpfte Entdifferenzierung keine vollständige sein. Die Erfahrung lehrt auch, daß gewisse Eigenschaften, wie die Giftfestigkeit, im Laufe der Generationen zunehmen oder umgekehrt erst nach einer Reihe von Zellteilungen wieder zum Verschwinden zu bringen sind. Hier müssen somit Strukturveränderungen — Struktur immer im weitesten Sinn genommen — vorausgesetzt werden, die bei den konsekutiven Teilungen nicht vollkommen rückgängig gemacht werden können, so daß eine Summierung des Effektes resultiert.

Viel weitergehend ist die Involution bei der Enzystierung, der Sporenbildung und allgemein bei den Vorgängen, die mit Endomixis (Erdmann und Woodruff 1914. — Lit. insb. bei Erdmann 1921) oder Amphimixis verknüpft sind. In solchen Fällen gehen erfahrungsgemäß Depressionszustände [1]) oder Dauermodifikationen mit einem Schlage verloren. Unter diesen Bedingungen ist wohl ein Zustand echter Indifferenz erreichbar.

III. Versuchen wir nun, diese Vorstellungen auf die vielzelligen Organismen zu übertragen, so stoßen wir auf große Schwierigkeiten.

Wir wollen zur übersichtlicheren Darstellung die Entwicklung auch bei den Pflanzen aus zwei Phasen bestehend denken, der somatischen Phase, die mit dem Anfange der Entwicklung einsetzt und mit dem Tod des Individuums ihren Abschluß findet, und der generativen, die früher oder später von embryonalen Zuständen ihren Ausgang nimmt und mit der Produktion von Fortpflanzungszellen irgendwelcher Art (Sporen, Keimzellen) abschließt.

Wenden wir uns zunächst der somatischen Phase zu. Daß dabei auch regressive Vorgänge in Betracht kommen können, ist zweifellos — es sei nur auf das Auftreten „regressiver Meristeme“ hingewiesen. Wollen wir aber entsprechend unseren Erfahrungen an Einzelligen in jeder Zellteilung eine (partielle) Entdifferenzierung sehen, so scheint es in Widerspruch mit der Tatsache zu stehen, daß gerade die Differenzierung an progressive Teilungen geknüpft ist.

---

1) Näheres unter Literatur bei Baur, 1909, S. 59, und Doflein, 1916, S. 285 ff.

Nach der, wie mir scheint, überzeugenden Auffassung von Cohen-Kysper finden die bekannten Fälle der Ganzbildung aus isolierten Furchungszellen bei gewissen Tieren (Seeigel, Amphioxus, Frosch) ihre einfachste Erklärung unter der Annahme: „Die differenzierte Zelle unterliegt durch ihre Isolierung einem Vorgang rückläufiger Differenzierung" (1918, S. 15). An anderer Stelle wird aber auch die normale Eifurchung selbst als rückläufige Differenzierung aufgefaßt, was Haecker (1922, S. 9, Anm. 1) mit Recht als Widerspruch empfindet. Cohen-Kysper schreibt im Hinblick auf die erste Furchungsteilung (l. c., S. 66): „Durch die Furchung wird . . . eine gleichmäßige Verteilung der Potenzen auf die beiden erstentstandenen Furchungszellen bewirkt. Die Reaktionsfähigkeit des ganzen Systems vermindert sich für jeden der beiden Teile um die Hälfte. Dieser Vorgang bedeutet rückläufige Differenzierung. Die Zahl der Potenzen, das will sagen der möglichen Reaktion, vermindert sich durch die Teilung des Systems für jeden neugebildeten Teil." Die Verminderung der Potenzen ist indessen der Ausdruck für eine progressive Entwicklung, die Furchung führt somit zweifellos zu einer Differenzierung. Wesentlich anderer Art sind die Teilungen differenzierter Zellen, die Winkler (1903, S. 98) als Furchungen bezeichnete; die Ähnlichkeit, die Winkler zu dieser Benennung veranlaßte, daß nämlich die Teilungsprodukte in ihrer Gesamtheit gewissermaßen innerhalb der Mutterzellen liegen, genauer gesagt, daß die Teilungen nicht vom Wachstum der Teilungsprodukte gefolgt werden, ist, worauf ich bei diesem Anlasse nachdrücklichst hinweisen will, eine durchaus äußerliche. Die echte Furchung, wie wir sie beim tierischen Ei antreffen, führt zu zunehmender Differenzierung, während die Winklerschen Fälle von Furchung bei Ersatzbildungen typische Fälle regressiver Entwicklung darstellen und das Embryonalwerden der Deszendenten von „Arbeitszellen" einleiten. Die Eifurchung stellt insofern einen Sonderfall dar, als hier eine zunehmende Differenzierung eintritt, ohne daß die Teilprodukte dem differentiellen Wachstum unterliegen, wie wir es sonst zu finden gewohnt sind. Vielleicht hängt diese Annahme mit der notwendigen Regulation der Kernplasmarelation zusammen. Es ist jedenfalls bemerkenswert, daß sonst die Entwicklung von Reproduktionszellen durchaus ohne Furchung vor sich geht, wobei sich sofort differenzielles Wachstum der Teilprodukte einstellt[1]).

1) Wie sehr das Wachstum der regressiven Entwicklung hinderlich ist, dafür liefert ein von Ikeno (1903, S. 77) beobachteter Fall abnormer Spermatogenese bei Marchantia einen interessanten Beleg. Innerhalb einer Spermatid-Mutterzelle

Der Widerspruch, den wir bei Cohen-Kysper fanden, löst sich aber sofort auf, wenn wir zwischen zellulärer (cytologischer) und histogener Entwicklung unterscheiden. Es liegt durchaus kein Anlaß vor, im Zellteilungsvorgang bei den Vielzelligen nicht in gleicher Weise wie bei den Einzelligen eine Rückdifferenzierung zu sehen. Nur kommt bei ihnen noch die „Nachbarschaftswirkung", d. h. die gegenseitige korrelative Beeinflussung der Deszendenten hinzu, welche die Differenzierung der sich entwickelnden Teilprodukte nachhaltig beeinflußt und in bestimmte Bahnen drängt. Jede Zellteilung führt somit wieder eine Strecke zur Indifferenz zurück und schafft dadurch eine neue Differenzierungsmöglichkeit für ihre Deszendenten. Die cytologische Entdifferenzierung durch Teilung wird zur Voraussetzung der histologischen Differenzierung.

Um das allgemeine Bild, das die Entwicklung unter diesem Gesichtspunkt liefert, anschaulich zu gestalten, stellen wir uns vor, daß die befruchtete Eizelle (oder Reproduktionszelle überhaupt) über einen gewissen Grad von biologischer Elastizität verfügt, d. h. nach Aufhören einer differenzierenden Einwirkung von bestimmter Größe und Dauer wieder zu ihrem ursprünglichen biologischen Gleichgewicht, das dem Indifferenzzustande entspricht, zurückzukehren befähigt ist. Die im Ruhegleichgewicht befindliche befruchtete Eizelle beginnt sich unter dem Einfluß geeigneter Außenbedingungen bis zu einem gewissen Grade (unter Wachstum) zu differenzieren. Frühzeitig erfolgt jedoch, lange ehe die Differenzierung erreicht ist, ein Anstoß, der Teilung auslöst, wobei die Deszendenten nahezu bis auf den embryonalen Zustand der Mutterzelle zurückgeführt werden, den sie, ihrer biologischen Elastizität entsprechend, tatsächlich erreichen können, wenn sie durch Isolierung der gegenseitigen Einwirkung entzogen sind. Wenn die Entwicklungsbedingungen die gleichen sind, setzt sofort wieder ihre Differenzierung ein, die von Teilung zu Teilung weitergeführt und nach Qualität und Richtung durch die immer komplizierter werdenden Abhängigkeiten maßgebend bestimmt wird. Andererseits können sich Zellen bei regelmäßigem Alternieren von Wachstum und Teilung dann auf einem gewissen gleichbleibenden embryonalen Zustande erhalten, wenn dabei die Nachbarschaftswirkungen unverändert bleiben, wie es z. B. bei den Initialen des Vegetationspunktes oder des Kambiums der Fall ist. Unterbleiben hingegen Teilungen und tritt Wachstum an ihrer Stelle

erfuhr eine der beiden Tochterzellen eine Desorganisation, worauf die andere auf deren Kosten ihr Volum vergrößerte. Sie wurde aber jetzt nicht etwa zu einer großen Spermatide, mußte sich vielmehr neuerlich teilen.

auf, so verlieren die Zellen sofort ihren embryonalen Charakter und werden zu Dauerzellen (Auswachsen der Scheitelzellen von Algen bei Herabsetzung der Beleuchtung nach Tobler [1904, S. 543], durch Einwirkung von Röntgenstrahlen [Körnicke, 1905], durch Einwirkung hoher Temperaturen [Hartmann, 1919, S. 186]). Wir erblicken in solchen Vorgängen einen sicheren Beweis für die entdifferenzierende Wirkung der Teilung.

In fortgesetzten Teilungen macht sich die Tendenz geltend, zum Ruhegleichgewicht zurückzukehren, das um so weniger erreichbar wird, je weiter die Differenzierung vorgeschritten ist. Ist endlich gewissermaßen die biologische Elastizitätsgrenze überschritten, mit anderen Worten das Vermögen zur Involution durch Teilung vollständig erloschen, so ist die Zelle ihrem Schicksal als Arbeitszelle verfallen. Ich meine also, daß die befruchtete Eizelle nicht eine Differenzierung „anstrebt", sondern umgekehrt, daß ihrem Bestreben nach Erhaltung des Ruhegleichgewichtes die Wechselwirkungen innerhalb des Zellensystems hindernd und wirksam entgegenstehen, so daß ihre Deszendenten in ihrer Gesamtheit zu progressiver Entwicklung gezwungen sind. Was den Organismus formt, liegt in der nach vererbter Gesetzmäßigkeit bestimmten zellulären Gemeinschaft, die er im Entwicklungsgange produziert und deren Produkt er gleichzeitig ist.

Die Entwicklung des vielzelligen Individuums folgt meines Erachtens demselben Prinzip, das Müller-Lyer (1923, II) für die kulturelle Entwicklung der Menschheit in Anspruch nimmt. Das Individuum Mensch zeigt kein Streben nach kultureller Höherentwicklung, eher ein Streben nach Trägheit; hineingestellt aber in das Getriebe zunehmender Vergesellschaftung wird es notgedrungen zum Träger einer immer höheren kulturellen Differenzierung. Und an anderer Stelle heißt es: „Das Ganze der Menschheit aber, die aus einer Unsumme sich durchkreuzender Einzelwillen besteht, wächst und entwickelt sich wie eine Pflanze oder ein Tier, ohne daß sie den Weg weiß, den sie gehen will, nach Gesetzen, die ihr unbekannt sind" (1923, I, S. 46, Anm.).

Es schien mir von bedeutendem Interesse, zu untersuchen, ob und inwieweit dieses Prinzip — ich möchte es „Prinzip der erzwungenen Differenzierung" nennen[1]) — für verschiedenartige Entwicklungs-

1) Der Begriff „passive Differenzierung" steht bei Roux (1912, S. 105, 247) in einem anderen Sinne in Gebrauch. Passiv differenziert nennt er solche Gebilde, denen ihre spezielle Gestalt durch die deformierende Wirkung ihrer Umgebung (der Nachbarorgane) aufgeprägt wird.

prozesse Geltung hat. In solchen Fällen handelt es sich nicht eigentlich um die Entfaltung vorhandener „Anlagen“ oder „Potenzen“, sondern um das Auftreten eines Novums infolge von neuen und komplizierteren Zusammenhängen und Wechselwirkungen; daß im Objekt die Voraussetzungen hierzu gegeben sein müssen, ist natürlich selbstverständlich.

Unsere Erwägungen führen uns zu einer vollkommenen Bestätigung und teilweisen Erweiterung der bereits von E. Schultz (1908) geäußerten und von Cohen-Kysper begründeten Auffassung, „daß jede normale Entwicklung gesetzmäßig durch rückläufige Differenzierung eingeleitet wird.“ (C.-K., l. c., S. 10).

IV. Die beiden Prinzipien, die wir als „biologische Elastizität“ und „erzwungene Differenzierung“ bezeichnet haben, erhellen auch das Gebiet der regenerativen Vorgänge.

Die Zellen können verschiedene, ineinander übergehende Zustände der Differenzierung aufweisen, von denen wir folgende als besonders bezeichnend herausgreifen: 1. Indifferent; streng genommen nur im Ruhezustand denkbar, da jede einsetzende Entwicklung mit beginnender Differenzierung verbunden sein muß. — 2. Plastisch, d. h. in Differenzierung begriffen und je nach den Bedingungen zur progressiven oder regressiven Entwicklung fähig. In diesem Zustande befinden sich die embryonalen Gewebe (wenigstens die früheren Stadien). — 3. Differenziert, aber potentiell (nach Wegfall der Hemmungen) noch progressiv entwicklungsfähig. Als Beispiel mögen Zellen dienen, die sich bei isolierter Kultur noch wachstums- und entwicklungsfähig erweisen. — 4. Differenziert, zu keiner progressiven Entwicklung befähigt, jedoch durch regressive Teilungen involutionsfähig. Hierher zählen die Fälle, in denen sich unter Umständen Winklersche Furchungen, Teilungen ohne nachfolgendes Wachstum, einstellen können. Sie treten spontan oder nach bestimmten Eingriffen auf (Epidermiszellen von Begonia [Hansen 1881], Torenia [Winkler 1903], regenerative Neubildungen von Gefäßbündeln [Freundlich 1909], Gefäßanlagen nach Dekapitation der Wurzelspitze [Němec 1905], unter besonderen Bedingungen auch an Algen [Dasya nach Tobler 1902, 1904] und Pilzen [Klebs 1896, Horn 1904]; Ausführlicheres und weitere Literatur bei Küster 1908, 1916, S. 275, f.) 5. Differenziert, aber weder progressiv noch regressiv entwicklungsfähig. Solche Zellen sind endgültig dem Tode verfallen. Erstarrung im Zustande restloser Differenzierung, die schließlich jede Regulation unmöglich macht, führt notwendig zu Seneszenz und schließ-

lich zum Tode; Tod ist nicht „Anpassung", sondern Folge progressiver Entwicklung.

Die Art der Regeneration wird sich nun immer nach dem Zustande richten, in dem sich die Elemente befinden, welche das regenerierende Organ aufbauen. Werden Zellen getroffen, die noch in regressive Teilung eintreten können, so wird unter Umständen ein embryonaler Komplex resultieren, der seinerseits wieder in typische progressive Entwicklung übergehen kann, wenn er in Abhängigkeit der ursprünglich gegebenen Systembedingungen gerät. So erklären sich auch die so rätselhaften Fälle, in denen aus atypischem Ausgang Typisches zu entstehen scheint, was Driesch nur durch entelechiale Wirkung erklären zu können glaubt. Tatsächlich ist jedoch, worauf bereits Schaxel (1916, 380) mit Recht hinwies, kein sicherer Fall dieser Art bekannt, es sei denn, daß, wie wir oben annahmen, durch regressive Vorgänge wieder eine typische Ausgangslage hergestellt wird.

Es ist hier nicht der Ort, ausführlicher auf das Gebiet regenerativen Geschehens einzugehen, nur möchte ich bei diesem Anlasse eine weit verbreitete Anschauung berichtigen. Immer wieder wird darauf hingewiesen, daß die Pflanzenzellen den tierischen gegenüber eine geringere Spezietät besitzen, da fertig differenzierte Zellen wieder auf das embryonale Stadium zurückkehren können, wie es insbesondere die Fälle von blattbürtigen Sprossen bei Begonia, Drosera usw. beweisen. (Lit. bei Göbel 1902, Winkler, 1913.) Auch C.-K. spricht in solchen Fällen von einer Entdifferenzierung von Dauerzellen (1918, S. 10) und ist der Ansicht, daß solche Befunde der Vorstellung Schaxels von der Unmöglichkeit der Rückbildung von Dauerstrukturen entgegenstehen. Ich meine indessen, daß Schaxels These[1]) im allgemeinen durchaus zu Recht besteht: „Die Vorgänge in der Zelle beschränken sich auf eine bestimmte, nicht umkehrbare Folge von Ereignissen. Es besteht für die Zelle eine strenge Einsinnigkeit ihrer Lebensgeschichte" (1915, S. 266) Was indessen für die Zelle gilt, braucht nicht für die Generationsfolge von Zellen zu gelten. Auf dem Wege der Zellteilung kommt es eben zur Einschmelzung von Strukturen und deren Neudifferenzierung gemäß

1) Ich sehe von den Verhältnissen bei tierischen Organismen ab, die ich nicht aus eigener Anschauung kenne. — Die Auflösung von Verdickungsschichten, die Umwandlung von Kollenchym in Parenchym, wie man es z. B. im Blattstiele von Solanum tuberosum an Blattstecklingen verfolgen kann, oder das Schwinden der „Verholzung" (Crüger, 1860, S. 370; Schilling, 1923, S. 535; Reiche, 1924, S. 268 u. a.) und ähnliche Vorgänge müssen nicht von Entdifferenzierungsvorgängen des Plasmas begleitet sein.

den Bedingungen des Systems. Tatsächlich ist auch eine Epidermiszelle von Begonia als solche durchaus spezifisch und unabänderlich determiniert. Die Tatsache, daß lediglich ihre Deszendenten zum Ausgangspunkte einer erneuten Differenzierung werden können, scheint mir die Schaxelsche Vorstellung nur zu bekräftigen. Sobald die Strukturen festgelegt sind und auch die Möglichkeit zu differenzierendem Wachstume geschwunden ist, bleibt der Zelle kein Weg mehr, sich geänderten Bedingungen anzupassen; sie muß ihre Individualität aufgeben, um ihren Abkömmlingen den Weg zu entsprechender Differenzierung zu eröffnen. Eine Beobachtung aus jüngster Zeit bietet dafür ein gutes Beispiel. H. Freund (1923) konstatierte, daß die Zellen von Oedogonium auf jede Änderung der Ernährungsbedingungen durch Wachstum oder — wenn dieses erloschen ist — durch Zellteilungen reagieren. Für höher organisierte Pflanzen ergibt sich ganz Analoges aus den schönen Untersuchungen von Frl. Dr. Reiche (1924), die von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehen. Sie beobachtete in vielen Fällen, daß nach Injektion von Gewebssäften und Zelltrümmern in Interzellularen in angrenzenden Zellen Zellteilungen oder auch Wachstumsvorgänge auftreten. Immer wieder ergibt sich (auch in der älteren Literatur fehlt es nicht an Beispielen), daß dieselben Bedingungen — seien es Hormone oder Korrelationsstörungen — je nach Umständen Wachstum oder Teilung auslösen. Nach der hier vertretenen Auffassung wäre anzunehmen, daß eine derartige Wirkung veränderter Bedingungen eine indirekte ist. Zellen, die einem neuen Bedingungskomplex gegenüberstehen, können sich ihm, wenn überhaupt, nur dadurch „anpassen", daß sie in neues differenzielles Wachstum eintreten oder, wenn hierzu die Vorraussetzungen fehlen, indem sie sich unter Preisgabe ihrer Individualität teilen. Ob die Auslösung dabei von stofflichen Einflüssen (Haberlandts Teilungshormone) oder durch Korrelationsstörungen veranlaßt wird, wie Schilling (1923) will, kommt dabei erst in zweiter Linie in Betracht, da jede Bedingungsänderung, die außerhalb der Regulationsbreite der Zelle liegt, eine entsprechende Differenzierung durch Wiederaufnahme des Wachstums oder eine partielle Entdifferenzierung durch Teilung auslösen wird.

Der hier vertretene Standpunkt läßt auch den Begriff der „Potentialität" in einem besonderen Lichte erscheinen. Man sollte ihn meines Erachtens auf die Befähigung zu progressiver Entwicklung beschränken oder doch wenigstens beifügen, welche Entwicklungsrichtung man dabei im Auge hat. Unterlassen wir diese Bestimmung, dann werden alle Zellen eines Individuums untereinander äquipotent erscheinen, insofern

sie überhaupt nach irgendeiner Richtung entwicklungsfähig sind. Haecker sagt daher auch ausdrücklich von Pflanzen, deren Elemente leichter in einen indifferenten Zustand zurückkehren können: „Nicht Spezietät, sondern Äquipotentialität der Zellen würde in solchen Fällen anzunehmen sein“ (1922, S. 12). In diesem Sinne bedeutet aber dann „Potenz“ nichts anderes als „idioplasmatische Anlage“, die naturgemäß in allen Elementen des Organismus die gleiche ist. Betonen wir indessen dabei die Entwicklungsrichtung, so verliert der Begriff des „harmonisch-äquipotentiellen Systems“ im Sinne von Driesch seine Berechtigung. Wenn Driesch etwa auf Grund meiner Beobachtungen an regenerierenden Sproßvegetationspunkten schließt, ich hätte im Meristem des Sproßscheitels ein harmonisch-äquipotentiales System nachgewiesen (1921, S. 122), so kann ich dieser Deutung selbst nicht beistimmen. Die Bildung eines „Ersatzvegetationspunktes“ nach Zerstörung der ursprünglichen Initialen geschieht meines Erachtens in der Weise, daß bestimmte, bereits im Sinne progressiver Entwicklung differenzierte Meristemzellen wieder auf die Stufe der Initialen zurückkehren; die Zellen des Meristems sind nicht äquipotenziell, sie werden nur dadurch gleichbefähigt, daß sie bis zu einem gewissen Grade der Entdifferenzierung unterliegen. Analoges gilt auch für den Fall der Furchungszellen tierischer Eier und anderer anscheinend äquipotentieller Systeme. Das Rätsel, daß Zellen, denen ein gleiches „mögliches“ Schicksal gegeben ist, dennoch ein verschiedenes „wirkliches“ Schicksal erleiden, ein Rätsel, das der Vitalismus Drieschs nur durch das Eingreifen einer Entelechie lösen zu können glaubt, ist erst in das Entwicklungsgeschehen hineingetragen worden[1]), indem man die Rolle regressiver Entwicklung übersah.

Die bisher im Anschluße an Cohen-Kysper entwickelten Vorstellungen lassen sich nun ungezwungen auch auf die generative Phase der Entwicklung übertragen, die den Weg zum indifferenten Zustande zurückführt. Wie es in der somatischen Phase zu einer zunehmenden Differenzierung kommt, indem embryonale Zellen in progressiver Teilung (Teilung verbunden mit Wachstum) immer mehr in das Getriebe gegenseitiger Abhängigkeit verstrickt werden, so führt der Weg zur Involution über regressive Teilungen zu einem Herausheben der Zellen aus dem Bereiche der Nachbarwirkungen, somit zu fortschreiten-

1) Vgl. dazu Schaxels Kontroverse mit Driesch über diesen Gegenstand insbes. Driesch, 1916, a, b; Schaxel, 1916 und 1917; sowie Heidenhain, 1923, I. Teil).

der physiologischer (Child, 1911) und schließlich faktischer Isolierung der letzten Teilprodukte[1]).

Damit haben wir indessen nur das Prinzip der generativen Entwicklungsphase charakterisiert; manche Komplikationen verwischen diese einfache Linie regressiven Geschehens. Vor allem setzen auch die generativen Vorgänge zunächst mit einer progressiven Entwicklung ein, die sich in den auftretenden Wachstumsvorgängen, die bei den Vielzelligen wohl niemals fehlen, erschließen lassen. Da aber die Differenzierung keine so weitgehende ist wie in der generativen Phase, so genügen zum Schlusse einige wenige Teilungsschritte, um einen relativ indifferenten Zustand herzustellen. Wie in der somatischen Phase die Furchungsteilungen im Sinne Winklers (1903), so sind es in der generativen Voll- und Vielzellbildung, freie Zellbildung und Zellbildung durch Plasmazerklüftung, welche die Mittel hierzu bieten.

Eine verwirrende Komplikation kommt nun — und das ist die Regel — dadurch zustande, daß die „zelluläre" Involution, die zur Bildung der Fortpflanzungszellen führt, mit einer Organ-Evolution verknüpft ist. Es ist sehr bezeichnend, daß solche Wachstumsvorgänge, die sich an Organen abspielen, innerhalb deren sich zelluläre Involutionen vollziehen (Klebs spricht in solchen Fällen von „generativem" Wachstum, 1904, S. 492), in durchaus anderer Weise von den äußeren Bedingungen abhängen. Ich halte es mindestens für sehr wahrscheinlich, daß die Entwicklungshemmungen, denen wir so oft in der generativen Sphäre begegnen (Hoch- und Perianthblätter, Kurzsprosse bei Thallophyten usw.) durch die Involutionsprozesse bei der Keimzellbildung, die infolge gesteigerten Assimilationswachstums die Nährstoffe an sich reißen, bedingt sind. Umgekehrt dürfte aber auch die progressive Entwicklung die im gleichen Organ sich abspielenden involutivon

1) Die bloße Isolierung braucht natürlich noch zu keiner Entdifferenzierung zu führen, vielmehr kann auch von isolierten Zellen aus die progressive Entwicklung ihren Fortgang nehmen oder erneut einsetzen (vgl. insbes. die schönen Untersuchungen an Algen von Tobler, 1904, und Miehe, 1905); dagegen betrachte ich die Isolierung als die notwendige Voraussetzung zur Erreichung des Indifferenzzustandes.

Daß die Zellen bei der Isolierung aus dem Gewebeverbande Wachstum und Differenzierung erneut aufnehmen können, führt man auf die Wirkung von „Hemmungsreizen" zurück, die sich im Verbande geltend machen. Von dem hier vertretenen Standpunkte aus muß unterschieden werden zwischen solchen Wechselbeziehungen, die dem Entdifferenzierungsbestreben entgegenwirken, und solchen Bedingungen, die eine progressive Entwicklung verhindern, also, wenn man will, zwischen „progressiven" und „regressiven" Hemmungsreizen.

Prozesse influenzieren[1]). Darauf beruht es vielleicht, daß bei geförderter vegetativer Entwicklung die generativen Prozesse ganz allgemein eine Hemmung erfahren. Von diesem Standpunkte aus ist unter anderem auch die merkwürdige Tatsache verständlich, daß nach Klebs (1900, 1904) geradezu entgegengesetzte Änderungen der äußeren Bedingungen in gleicher Weise die Entstehung von Fortpflanzungsorganen fördern können. Gewisse Bedingungen werden eben direkt die regressiven Vorgänge begünstigen, andere begünstigen die progressiven, wodurch indirekt ein früherer Eintritt der Involution (Frühreife) ermöglicht wird. Es ist mir natürlich sehr wohl bewußt, daß sich diese Ausführungen auf hypothetischer Bahn bewegen; ich will damit jedoch lediglich zeigen, daß sich sehr heterogene und oft schwer verständliche Erscheinungen zwanglos in den Rahmen der hier vertretenen Auffassung einfügen lassen.

Es wäre eine reizvolle Aufgabe, bei den verschiedenen Objekten das Einsetzen der regressiven Entwicklung zu untersuchen, doch dürfte es bisweilen an sicheren Kriterien zur Ermittelung dieses Wendepunktes im Entwicklungsgange fehlen.

V. Indem wir den Beginn der Rückdifferenzierung ans Ende des Entwicklungszyklus verlegen, treten wir in einen Gegensatz zu Cohen-Kysper, dem wir sonst im ganzen Folge leisteten. Dieser Punkt, der für die widerspruchslose Durchführung des Entwicklungsgedankens von Bedeutung ist, bedarf noch einer Klärung; doch müssen wir uns hier lediglich auf eine bloße Skizzierung der Fragen beschränken, die dabei in Betracht kommen.

Vergegenwärtigen wir uns zunächst den Zustand auf ungeschlechtlichem Wege entstandener Reproduktionszellen, wie Konidien oder Aplanosporen, so ist es klar, daß sie Involutionszustände darstellen; sie stehen am Ausgangspunkte der Entwicklung, die unter gegebenen Bedingungen sofort mit differenzierendem Wachstum einsetzt. Ob verschiedene Sporenformen, die im Entwicklungszyklus eines Individuums auftreten, auch nach Art und Grad der Entdifferenzierung unterschieden sind, bedürfte einer besonderen Untersuchung. Derartige Reproduktionszellen mit der vegetativen Propagation überhaupt auf eine Stufe zu stellen, geht jedenfalls nicht an. Nur die letztere ist „Fortsetzung" des Wachstums, dauernde Bildung differenzierten Zellenmaterials;

1) Nach Klebs erscheint die Hemmung des Wachstums als „die eigentliche Veranlassung des Fortpflanzungsprozesses" oder, genauer gesagt, „als eine indirekte Folge der durch den äußeren Faktor erregten inneren Veränderung, die dann die Entwicklungsänderung herbeiführt".

Sporenbildung dagegen ist mit Einschmelzung von Strukturen verknüpft. Fortpflanzung ist „Iteration", indem sie von einem indifferenten Zustand ihren Ausgang nimmt. Es ist auch sehr bezeichnend, daß Konidien- oder Sporenbildung so häufig dann einsetzt, wenn wesentliche Änderungen des Substrates oder anderer Wachstumsbedingungen auftreten; diesen sind eben die vorhandenen, unter anderen Bedingungskonstellationen entstandenen und an sie angepaßten irreversiblen Arbeitsstrukturen nicht gewachsen.

Eine Schwierigkeit machen der Deutung jedoch die Zoosporen; sie sind schon durch den Besitz von Zilien, unter Umständen auch durch andere Zellbestandteile sowie nicht zuletzt durch ihr physiologisches Verhalten (taktische Befähigungen) als „differenziert" zu erkennen. Läßt sich in solchen Fällen ein embryonaler Charakter mit Differenzierung vereinbaren?

Ich möchte bei diesem Anlasse zunächst ausdrücklich betonen, daß das, was im Sinne unserer Ausführungen als „Differenzierung" bezeichnet wurde, durchaus nicht mit differenten Strukturen der Zelle zusammenfallen muß; wir sprechen von Differenzierungen im Sinne von Arbeitsstrukturen, d. h. an bestimmte Leistungen angepaßte, durch innere und äußere Bedingungen veranlaßte Zustände des Protoplasten, die unter Umständen rein physikalisch-chemischer Natur sein können, ohne optisch different zu sein. Ja, es ist durchaus möglich, daß sichtbare, also gröbere Strukturen leichter einer reversiblen Umbildung unterliegen können als chemisch-physikalische, die einer bestimmten Zelleistung zugrunde liegen und nur aus dieser erschlossen werden können. Im Falle der Zoosporen liegen aber unzweifelhafte "Arbeitsstrukturen" vor. Da sie nach unserer Meinung nicht gleichzeitig indifferent sein können, bleiben nur zwei Möglichkeiten zur Diskussion. Entweder gehen sie vor ihrer Weiterentwicklung in den indifferenten Zustand über, oder dieser Zustand ist auf die erste Zeit ihrer Bildung und ihrer Isolierung beschränkt. Die erstere Eventualität steht aber im Widerspruch zu unseren sonstigen Erfahrungen; die Zoosporen müßten zu einer rückläufigen Differenzierung ohne Eintritt einer Zellteilung befähigt sein. Ich halte daher die zweitgenannte Möglichkeit für zutreffend. Immer ist ihre Bildung an eine Reihe von vorauf-gehenden Teilungen geknüpft, die nicht von Wachstum gefolgt werden; indem sie sich abrunden und dadurch gegen die korrelativen Einflüsse isolieren, treten sie in den Zustand der Indifferenz ein, der jedoch unmittelbar einer (progressiven) Differenzierung Platz macht. Die fertige Zoospore erscheint dagegen als eine wohl differenzierte, oft sogar

hoch spezialisierte selbständige Entwicklungsphase, die vor ihrer Keimung wieder eine teilweise Entdifferenzierung erleiden kann.

Wenden wir uns nun den Vorgängen der sexuellen Fortpflanzung zu. Hier könnte der Zustand vollkommenster Indifferenz in verschiedenen Elementen verwirklicht sein in den Keimzellen, der Zygote oder — wie Cohen-Kysper will — in den Furchungszellen. Für die Keimzellen gelten die gleichen Erwägungen wie für die Zoosporen. Ich halte sie durchaus nicht für indifferent; ihre oft weitgehende Spezialisierung sowie ihr Unvermögen zu selbständiger Entwicklung sprechen schon dagegen. Auch ihre relative Kurzlebigkeit ist eher der Ausdruck weitgehender einseitiger Differenzierung und läßt sich mit einem embryonalen Charakter nicht in Einklang bringen. In einem embryonalen Zustande können sich somit die Gameten ebenso wie die Zoosporen nur im Zeitpunkte ihrer Bildung, jedenfalls aber nicht im Momente der Befruchtung befinden.

Fassen wir den Furchungsprozeß mit Cohen-Kysper als Entdifferenzierungsprozeß auf, so geraten wir in den schon an früherer Stelle hervorgehobenen Widerspruch (s. S. 355). Wir werden somit in der Zygote als dem eigentlichen Ausgangspunkte der Entwicklung den Zustand vollkommenster Indifferenz anzunehmen haben. Die Amphimixis könnte in ihrer Wirkung gar nicht zur Geltung kommen, wenn nicht indifferentes Plasma zur Verfügung stünde. Diese Auffassung erscheint mir so naturgemäß, daß ich sie nur gegenüber zwingenden Argumenten verlassen würde. Solche liegen indessen, wie ich glaube, nicht vor. Gelegentlich beobachtete Differenzierungen können nach dem über die Zoosporen Gesagtem nicht als entscheidende Gegenbeweise gewertet werden.

Die Konsequenz dieser Auffassung führt dazu, bei den Organismen mit Generations- bzw. Kernphasenwechsel mindestens drei relative Indifferenzzustände anzunehmen, einen der die haploide Phase einleitet, eine Vorstufe der Gameten und die Zygote, als den Ausgangspunkt des diploiden Zustandes. Ob dabei Zustände völliger Indifferenz, indem lediglich die ererbten Strukturen realisiert sind, erreicht werden, ja ob es solche überhaupt auf höherer Organisationsstufe gibt, ist schwer zu entscheiden. Dort, wo die Zygote sich nicht isoliert, sondern ihre Entwicklung im Zusammenhange mit den Geweben der Mutterpflanze beginnt, wird sich vielleicht überhaupt kein Zeitpunkt finden, in dem sie völlig frei von Nachbarschaftswirkung wäre, die ihre Struktur von vornherein influenzieren könnte. Tatsächlich kennen wir auch z. B. bei den höheren Pflanzen keinen Zustand, in dem nicht schon die Polarität

festgelegt wäre, die ja wohl nicht als unmittelbar erblich gegeben, sondern durch die gesetzmäßige Art der Entwicklung der Zygote im Zusammenhange mit der Mutterpflanze bedingt ist. Die Bildungsbedingungen sind es vielleicht auch, die es bewirken, daß aus relativ indifferenten Reproduktionszellen bei demselben Individuum morphologisch verschiedene Zustände hervorgehen.

Die obigen Darlegungen, welche an die von Goebel, Cohen-Kysper, Haecker u. a. geäußerten Gedanken anknüpfen, erheben nur den Anspruch eines skizzenhaften Versuches, die Gesamtheit der normalen und regenerativen Entwicklungsvorgänge einheitlich mit einem Mindestmaß an hypothetischen Voraussetzungen zu erklären. Der Kern der Hypothese liegt in der Vorstellung, daß jede Zellteilung einen Schritt zur Indifferenz zurückführt: je nachdem damit eine Zunahme der relativen Verkettungen der Deszendenten oder eine Befreiung aus solchen Wechselwirkungen durch mehr oder weniger weitgehende Isolation verknüpft ist, kommt es in toto zu einer progressiven, dem Wesen nach aber „erzwungenen" oder einer regressiven Entwicklung. Die „Ganzform" erscheint, von diesem Standpunkte aus gesehen, nicht als der Plan, dem die Entwicklung zustrebt, vielmehr als die jeweilige und notwendige Folge der sich gesetzmäßig vervielfachenden und komplizierter werdenden Abhängigkeiten des sich vermehrenden spezifischen Zellenmaterials. Die Fortpflanzung dagegen stellt den erfolgreichen Schritt zur Rückkehr zum Ausgangsgleichgewichte dar, die vorübergehende Emanzipation der Artzelle von den differenzierenden Einflüssen ihrer Umwelt.

Wie ich glaube, wird sich der Gedanke einer rückläufigen Differenzierung als Voraussetzung der Entwicklung auch als Arbeitshypothese brauchbar erweisen.

Literatur.

Baur, E., 1919, Einführung in die exakte Vererbungslehre. III. Aufl., Berlin.

Child, Ch. M.. 1911, Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus. In Roux, Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech., H. 11.

Cohen-Kysper, A., 1914, Die mechanischen Gesetze des Lebens. Leipzig.

Ders., 1918, Rückläufige Differenzierung und Entwicklung. Leipzig.

Crüger, H., 1860, Einiges über Gewebeveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge. Bot. Ztg., Bd. 18.

Doflein, F., 1916, Lehrbuch der Protozoenkunde. IV. Aufl., Jena.

Driesch, H., 1916, a) Die Maschinentheorie des Lebens. Biol. Zentralbl., Bd. 16.

Ders., 1916, b) Noch einmal das harmonisch = äquipotentielle System. Ebenda, Bd. 36.

Ders., 1921, Philosophie des Organischen. II. Aufl.

Erdmann, Rh., 1921, Reorganisationsvorgänge bei „einzelligen" Lebewesen und ihre Bedeutung für das Problem der Verjüngung. Berl. klin. Wochenschr., S. 842.

Erdmann, Rh. und Woodruff, 1914, Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei Paramaecium. Biol. Zentralbl., Bd. 34.

Freund, H., 1923, Die Abhängigkeit der Zelldimensionen von Außenbedingungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 41.

Freundlich, H. F., 1909, Entwicklung und Regeneration von Gefäßbündeln in Blattgebilden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 46.

Goebel, K., 1902, Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., Bd. 22.

Haeckel, E., 1866, Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 2, Berlin.

Haecker, V., 1908, Tiefseeradiolarien. Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee-Exped., Bd. 14.

Ders., 1922, Über umkehrbare Prozesse in der Organ. Welt. In Schaxel, Abhandl. zur theoret. Biol., H. 15.

Hansen, A., 1881, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei Pflanzen. Abhandl. Senkenberg. Naturf. Ges, Bd. 12.

Hartmann, M., 1917, Über die dauernde rein agame Züchtung von Eudorina elegans. Sitzungsber. preuß. Akad., Bd. 52.

Hartmann, O., 1919, Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus usw. Arch. f. Zellforsch., Bd. 15, S. 177.

Heidenhain, M., 1923, Formen und Kräfte in der lebenden Natur. In Roux, Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech., H. 32.

Hertwig, O., 1898, Die Zelle und die Gewebe. Jena.

Horn, L., 1904, Experimentelle Entwicklungsänderungen bei Achlya polyandra De Bary. Ann. myc., Bd. 4.

Ikeno, S., 1903, Die Spermatogenese von Marchantia polymorpha. Beih. Bot. Zentralbl., Bd. 15.

Klebs, G., 1896, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.

Ders., 1900, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35.

Ders., 1904, Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl., Bd. 24.

Körnicke, M., 1905, Über die Wirkung der Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 23.

Korschelt, E., 1907, Regeneration und Transplantation. Jena.

Küster, E., 1908, Aufgaben und Ergebnisse der entwickl.-mech. Pflanzenanatomie. Progr. rei bot., Bd. 2.

Ders., 1916, Pathologische Pflanzenanatomie. II. Aufl., Jena.

Linsbauer, K., 1915, Studien über die Regeneration des Sproßvegetationspunktes. Denkschr. d. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Wien, Bd. 93.

Ders., 1916, Die physiologischen Arten der Meristeme. Biol. Zentralbl., Bd. 36.

Miehe, H., 1905, Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 23.

Müller-Lyer, F., 1923, Die Entwicklungsstufen der Menschheit. München. Bd. I: Der Sinn des Lebens. Bd. II: Phasen der Kultur.

Němec, B., 1905, Studien über Regeneration. Berlin.

Noll, F., 1903, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Zentralbl., Bd. 23.

Pfeffer, W., 1901, Pflanzenphysiologie. II. Aufl., Bd. 2, 2. Hälfte. Leipzig.

Reiche, H., 1924, Über Auslösung von Zellteilungen durch Injektion von Gewebssäften und Zelltrümmern. Zeitschr. f. Bot., Bd. 16.

Roux, W., 1881, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig.

Ders., 1912, Terminologie der Entwicklungsmechanik. Leipzig.

Sachs, J., 1878, Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, Bd. 2 (1882), H. 1 (Ges. Abhandl. II, Nr. 39 u. Zusatz 1892, S. 1068, Anm. 2).

Ders., 1880, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Ebenda H. 3 (Ges. Abhandl. II, Nr. 42).

Schaxel, J., 1915, Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena.

Ders., 1916, Name und Wesen der harmonisch-äquipotentiellen Systeme. Biol. Zentralbl., Bd. 36.

Ders., 1917, Mechanismus, Vitalismus und Kritische Biologie. Ebenda, Bd. 37.

Schilling, E., 1923, Ein Beitrag zur Physiologie der Verholzung und des Wundreizes. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 62.

Schultz, E., 1908, Über umkehrbare Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für die Theorie der Vererbung. In Roux, Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech. d. Org., H. 4.

Tobler, F., 1902, Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodomelacee. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 20.

Ders., 1904, Über Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39.

Tschermak, A. v., 1924, Allgemeine Physiologie. Berlin.

Wallengreen, H., 1901, Zur Kenntnis des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 15.

Weber, F., 1924, Theorie der Meristembildung. Die Naturwissenschaften, Bd. 12.

Weismann, A., 1894, Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena.

Ders., 1902, Vorträge über Deszendenztheorie. Bd. I. Jena.

Winkler, H., 1903, Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von Torenia asiatica L. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 21.

Ders., 1913, Entwicklungsmechanik und Entwicklungsphysiologie der Pflanzen. Handb. d. Naturw., Bd. 3.

Woodruff, L., 1911, Two thousand generations of Paramaecium. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 21.

The Cobalt Sodium Hexanitrite Reaction for Potassium in Plant Cells[1]).

By **Francis E. Lloyd,**
Macdonald Professor of Botany, McGill University.

With Plate V.

In 1905 Professor A. B. Macallum announced his adaptation of cobalt sodium hexanitrite for microchemical purposes, and in a considerable paper gave details of his observations on various plant and animal cells. The contention made by this author, and which here concerns us, was that the reagent in question permits the observer to determine the localization of potassium in the living cell. The method has been fully described and discussed by Professor Macallum in his various publications on the subject, and he has in addition published more recently (1922) a critique of the method, wherein, however, the earlier claims appear to have received some modification. It is unnecessary for the purposes of this paper to say more than that the conditions laid down by Professor Macallum for the proper use of the reagent have been scrupulously adhered to. Prolonged washing, however, has been found necessary for the purpose of eliminating so far as possible all traces of the reagent, the double cobalt salt. The writer has had the advantage of having for his use a supply of the reagent prepared by Professor Macallum with whom, also, he has taken counsel so that no oversight on his part might lead to error. He is indebted to Professor Macallum for courtesies extended.

Since Professor Macallum made his announcement in 1905 there has been only one critical study of the method from the botanical point of view, viz., by Th. Weevers in 1911. O. Tunmann also appears to have tested the reagent with much the same results as those obtained by Weevers. At all events Tunmann's contribution (1913) to the matter is slight and demands no more than a mere reference. He rightly regarded the reagent in question as the most sensitive available for the determination of the presence of potassium.

1) Presented originally before Sect. V. Royal Society of Canada, May 1923, and subsequently elaborated.

Weevers used cobalt sodium nitrate in the place of the nitrite. Whether this substitution would result in failure to duplicate the earlier observations of Professor Macallum I do not untertake to say. It does not seem likely, however, when my own observations are compared with those of Weevers', that such was the case. Accepting therefore Weevers' observations at their full value, he found evidence of the presence of potassium in almost everything he looked at; the only exceptions were Cyanophyceae, chloroplasts, aleurone bodies, and the nucleus. In this connection attention is drawn particularly to certain features of Weever's observations.

He found that root hairs exhibited an accumulation of the potassium triple salts inside their tips. He explains this localization on the ground that the reagent penetrating at this point would naturally lead to an accumulation of the precipitate. He properly argues that this vitiates any conclusion that might be drawn as to localization in the living cell, for when the root hairs were plasmolyzed the potassium was found to be equally distributed about the cell.

With regard to less specialized cells such as those of the epidermis of Allium, Weevers has generally found evidences of potassium in the cytoplasm. He thinks, however, that this was due to the migration of the very mobile potassium ions to meet the entering reagent. Indeed in the case of Spirogyra Weevers observed the formation of a precipitate in the outer zone of the vacuole just where the plasma threads lay hold on the chromatophore. It seemed to Weevers unlikely that the formation of the precipitate in the region of the chromatophore has the significance suggested by Macallum. Indeed Weevers never found any evidence of potassium in the chloroplasts or in the nucleus; that is to say, because no precipitate was ever found to have been produced within these bodies, Weevers infers potassium to have been absent from them. He cites in this connection particularly the case of Noctiluca in which the nucleus lies close to the cell wall, and consequently in a favourable position for the reagent to affect the potassium before its escape from the nucleus were it there. Here, however, no evidence was found.

With reference to the localization of potassium in the guard cells of stomata, Weevers was unable to see eye to eye with Macallum since he found irregularities and variations of behaviour which at all events prevented him from drawing any definite conclusion beyond general disagreement. He appears to see some unknown factor at work in the case of guard cells.

It was indeed the apparently peculiar distribution of potassium in the guard cells of stomata which furnished the stimulus to my own studies of stomata, epidermis and leaf chlorenchyma.

We presently turn to the results obtained by myself. In the first place I present categorically a summary of my observations.

1. **Cyanophyceae.** — The results obtained on these forms were very various save in one or two details. In the same preparation, in organisms apparently of the same age, one could find hundreds of individuals showing no sign of precipitate while a varying percentage showed darkened granules in the peripheral zone, generally lying near the cell wall. Adequate illumination showed that these darkened granules were often not solid suspensoids but seem to be rather due to a coating of black precipitate at the interface between the spherical granules and the adjacent cytoplasm. I found such granules in Cylindrospermum, Oscillatoria, Tolypothrix and in some others. The deposition of precipitate upon granular bodies finds its analogue in the similar deposition on chloroplasts, and on foreign bodies as will be seen later. Weevers, it may be recalled, failed to obtain the reaction in the Cyanophyceae.

For the rest I found an almost constant appearance of the precipitate in the pore or pit extending between the heterocyst and the spore in Cylindrospermum. The shape of the black mass was nearly constant, appearing as two truncated cones of different slope, top to top; occasionally also a black broad patch or band could be seen either in the inner cell wall or in the interface between this and the outer cell wall. Under plasmolysis these two walls separated easily in the spores of Cylindrospermum. These dark patches or bands I have seen both in the heterocyst and in the spore. Evidence of the same thing was found in the cell wall of Oscillatoria. Both the dark plugs and dark bands in the cell wall are duplicated in the cell walls of trichomes of the higher plants. Particularly instructive in this respect is the fact that, in Cylindrospermum, between a half-developed spore and the heterocyst I observed a conical black plug, and within the wall of the heterocyst some distance from the pore a well defined band of ppt.[1]).

1) Weevers records seeing some granules on the outside of the wall. I wish to emphasize that I have observed the ppt. in the wall in these small forms, (the observation of which is attended with some difficulty) as well as in thick walls in other plants where mistake is hardly possible.

This could be explained by assuming that the wall of the heterocyst ist less permeable than that of the spore. Fully matured spores do not have the black plug.

The thick mucilaginous walls of forms such as Gloeocapsa, and similar colonial forms appear dark even after 24 hours washing previous to applying ammonium sulphide. This appears due to the adsorption of the reagent by the walls.

2. Diatoms. — Several species and genera were examined. Under some conditions the interstices of the shell of Bacillaria and others were found loaded with precipitate; sometimes also the edge of the valves carried precipitate. In practically no instances could the precipitate be found within the protoplast. On the other hand I found a large diatom in the food vacuole of a Vorticella, and in this, as also within the cytoplasm of the Vorticella, very minute black granules could be seen. The nucleus of the Vorticella was also covered with granules of precipitate. In Navicula there were observed two elongate arrow-shaped groups of minute granules fitting apparently between the chloroplasts; and around the wall near one end a partial band, perhaps in a fissure. The occurrence of ppt. within the protoplast in this form was found fairly constantly, but in others not a trace could be found, save, as above said, attached to the shells.

3. Chlorophyceae. — In Chaetophora I found generally that a black precipitate of unequal thickness was formed on the pyrenoid bodies. In addition occasional large masses of precipitate occurred irregularly in position.

Young colonies of Hydrodictyon were exposed to the reagent. The articles of the colony, which of course are syncytial, showed very uneven results, and it was discovered that when this is the case the cuticle had frequently become cracked. The course of diffusion of the reagent was, naturally, through the opening so formed. As a result of this I frequently found, in the vicinity of the break, a dense mass of precipitate, either irregular or in the form of a transverse band, this band being more or less extensive according to the time of exposure to the reagent. Thus different colonies of the same age were exposed to the reagent for 5, 10, 20, 40 and 80 seconds, after which they were thoroughly washed and the ammonium sulphide applied, with the result that every stage of penetration of the reagent could be followed. Aside from this there is nothing particular to mention beyond that the general result is comparable to those found for other Algae, viz., that

granules of precipitate are formed in the vacuole and cellect on the cytoplasmic membrane. I have seen evidence that the precipitate may also become entrained in the protoplasm. This, however, appears to be secondary.

In Spirogyra the precipitate was frequently found along the margins of the chloroplast (fig. 6.) as recorded by Macallum, but also on the cytoplasm in the interspaces. Although I have observed cells in which the precipitate occurred with the regularity represented by Macallum, the same preparation, and others, showed no such occurrence; and it is difficult to understand, why, for instance, the precipitate occurs on one margin of the chloroplast and not on the other. A possible explanation of the frequent occurrence of the ppt. along the margins of the chloroplast is suggested by the presence of the vacuole lying along the sulcus of the latter, especially since the ppt. generally, if not always, lies within the limb of the chloroplast, apparently within the angle formed by the wall layer of cytoplasm and that covering the chloroplast. The potassium affording this ppt. is probably, in life, in solution in the sap of the sulcus vacuole. My colleague, Professor G. W. Scarth has also observed that under certain circumstances the precipitate collects in two large masses, one at each end of the cell. This was evidently due to the formation of two vacuoles (artefacts) which, contracting, mass the precipitate formed in the original vacuole, and appears to follow when the Spirogyra has been subjected to the action of trivalent ions. The precise conditions, however, matter less than the fact that different conditions in the organism induce strikingly different results on applying the reagent. I have also observed the massing of the precipitate at the ends of cells in various other algae, (Cladophora, Ulothrix, Zygnema) sometimes with regularity[1]).

Diffusion along the transverse walls appears to be one of the conditions determining the result in these forms. The course of vacuolization undoubtedly is of much importance. Much importance has been attached to the consideration that in the position of maximum curvature of surface there is also a concentration of potassium (Macallum, 1905, 1912). Examples of cases in which this condition is supposed to occur are the point of emergence of the growing rhizoid cell in germinating spores of Equisetum, (see beyond) and in the analogous

1) I have recently observed that the outer cell-wall of Zygnema betrays physico-chemical gradients due to age, differences which may be demonstrated by staining (fig. 13). Such differences may permit local penetration of the reagent and thus account for the pptn. at the ends of cells.

surfaces of outgrowing conjugation tubes in the Zygnemaceae. Dense masses of precipitate are said by Macallum to occur at such points; (see his figures, 1912, plate 1, figs. 2—4, 7, e.g.). If potassium has, indeed, any peculiar and necessary function in such position; or if for any reason it needs must accumulate there; if, that is, such regions are of low surface tension, then it should always be detectable by means of a method which deserves recommendation for that purpose, when properly used. An abundance of conjugating material of Spirogyra afforded an opportunity of making a careful test of the point. The material was subjected to the reagent for 15 min. and washed on a small filter with ice water for various periods (15 min. to 1½ hrs.) until, at least, the filtrate showed no trace of reaction with the reagent. I repeated the test a dozen or more times, always with the same result, namely, an entire lack of regularity in the position of the precipitate. In very few instances indeed one may find a mass of precipitate in the critical position; but the number of cases in which the opposite is the case is so great as to render any conviction that potassium occurs in such position with definitiness and regularity impossible (figs. 5 – 7). I present for consideration photographs in which the appearances are well portrayed. Further comment on these is unnecessary.

Equisetum arvense. — The ungerminated spore, and various stages of development of the young prothallus were studied. The material, which had been grown on sand, was collected on a small filter and after washing thereon was subjected to the reagent for 10 to 20 min. After thoroughly washing away the reagent with ice-water, ice being kept in the filter the while, the ammonium sulphide and glycerin mixture was applied on the filter. The material was then mounted for examination.

In the ungerminated spore there were frequently observed dense lenticular masses of ppt. lying against the wall. Sometimes round cakes of the same were seen lying in the wall itself. Within the cytoplasm, a minute, evenly distributed ppt. or few masses, irregular as to size and form, could be seen. Perhaps the most general statement whice I can make is that in the spores the ppt. most usually lies as rounded plaques against the inner wall surface.

In the two-celled stage of germination, no constant evidence of the massing of ppt. at the growing point could be observed. Such masses occurred, as a matter of fact, anywhere in the rhizoid cell, though not infrequently a group of several granules of ppt. could be seen lying near but not at the apex of the rhizoid (figs. 8, 11). On

the other hand, the agglomeration of ppt. on the upper side of the first transverse wall was not uncommon, and this was repeated on other transverse walls as the prothallus became larger (figs. 8, 10, 12). These aggregations took the form of rounded cakes, frequently lying as well on the peripheral (fig. 9) as on the transverse walls. These cakes were also usually thinner in the middle and so appeared as rings (fig. 9), and were clearly to be regarded as diffusion figures. The result was the production of most bizarre appearances (e. g. fig. 10), which can only be referred to the local penetration of the reagent through restricted points in the cuticle, there or nearby to be met by the diffusing potassium ions, and thus laying down the resultant curious precipitation forms. It was fairly uniformly evident that such pptn. membranes are very likely to occur on the upper side of the transverse walls as shown in fig. 12. The explanation seems to lie in the probable more rapid entrance of the reagent at the rhizoid end of the prothallus, where there is little cutinization.

In no case was any ppt. observed in the nucleus, which was usually quite distinct and easily observed after the action of the reagent, and had then a pink coloration, as described by Macallum.

Higher-Plants. — Particular attention has been paid to stomata, epidermis and chlorenchyma. I have verified Weevers' observation that when sap is gathered, invariably a precipitate occurred on applying the reagent.

Stomata. — I have examined an extensive series of stomata including Allium, Norantea, Clusia, Ficus, Tradescantia, Phaseolus, Pelargonium, etc. For the sake of brevity I forbear from describing in detail each of these, and present my observations in summary form. Some stomata show a precipitate on the outer wall of the guard cells [1]) quite regularly. This condition, which is the one observed and laid stress upon by Macallum in Tulipa, may frequently be seen in some plants almost uniformly — Allium is such an one. On the other hand in the same piece of epidermis the precipitate may be found massed at the end walls, or it may be scattered in the form of fine granules apparently throughout the whole cytoplasmic mass. More careful observation will generally discover however that the precipitate occured on or near the lower wall, to all of which must be added

1) By the "outer wall" I mean the lateral curved walls as the stomata are viewed from above or below, that is, looking through the pore. By "end wall" I mean the wall between the ends of the guard cells. By the "lower" wall I mean the wall next the chlorenchyma.

that exceptions are bound to be found to any general statement. Nevertheless one gets a definite impression that there is on the whole a fairly uniform behaviour in any particular species, that is to say, when one finds the precipitate in a particular place in one stoma one may rather expect the same condition in other stomata. The fact that no precipitate at all occurs in many instances appears to be due to the accidental circumstances that a bubble of air in the sub-stomatal space prevents the reagent from reaching the stomata. In particular I would point out that in the accessory cells in grasses (Zea) the precipitate is frequently found on or near the wall between the accessory cell and the next laterally placed epidermal cell. The precipitate is frequently scattered in small granules or massed in large ones in various positions in these cells, but speaking broadly the picture afforded by the accessory cells is much the same as that by guard cells of other plants. I frequently found one or a very few granules of precipitate in the bulbous end of the guard cell.

In interpreting the above results one must always take into account the presence of cuticle which, as is well known, not only clothes the outer walls of the epidermis but also those of the stomatal pore and the inner faces of the guard cells, and even of the accessory cells, at least in some cases. My observations compel me to the conclusion that no interpretation of the behaviour of the cobalt reagent can be accepted without due regard to the distribution of cuticle. It is quite obvious that the entrance of the reagent into guard cells will generally be through the outer walls, although one can easily conceive behaviours resulting in the more rapid wetting of other parts of the guard cell. In accordance with this general belief I have observed that the most uniform results are generally to be obtained when the chlorenchyma has been entirely removed in making preparations of the epidermis.

Roots. — Whole seedling root systems were carefully exhumed, washed in tap water, rinsed in distilled water, exposed to the reagent and washed for three hours in ice-cold distilled water. Trifolium, Chenopodium, Chaetochloa and several others were used.

An abundant ppt. was always found. Granules and irregular clumps occurred in the root-cap cells, including the detached moribund cells. Cells of epidermis and cortex frequently show massing of granules on transverse walls, and it is evident in all these that the black ppt. tends to form a coating on plastids or other bodies, including starch grains and nuclei, these latter less frequently. Two details should be especially mentioned, (1) Curious precipitation membranes are formed

in the cell walls. I have observed these in the cortex and within the central cylinder, and are undoubtedly the same as those seen in epidermis walls. (2) I have observed in Chaetochloa also Liesegang rings formed in the central cylinder each precipitation band filling the entire space within the endodermis (fig. 4), but not bridging the tracheid lumen, from which I infer that the lumina of other cells were free. This condition corresponds perfectly with that found in trichomes. In other cases I found large clumps of ppt. within the lumen of trachea, in which also the annulae, resp. spiral thickenings often appear black.

The root-hairs on the other hand have generally been found free of ppt. though cases of its occurrence have been found as by Weevers. In one instance a band of granules was observed on the wall near the apex of the hair.

The internal tissues of the nodules on Trifolium roots were entirely free of ppt. though in the light of Miss Dowding's work (1924) it is probable that if sections were used a positive result would follow.

While the presence of potassium in the root is thus indicated, here also cutinized membranes must be taken into account. But even when cells are at once open to the attack of the reagent on all sides, as are the exfoliated cells of the root-cap, the results are not definitely indicative of particular localization within the cell. In many plant cells in which tannin is present, the course of the reagent is interfered with. I noticed in such leaf tissues that instead of a black ppt. a dark brown colloidial vitreous mass occurred. If a solution of tannin and KNO_3 and of the cobalt reagent be brought together on a glass slip, a dense ppt. is formed, which more or less clings in a mass. If then ammonium sulphide be added, a vitreous mass is formed. Microscopically however, the characteristic granules of potassium double salt will be seen deeply blackened. If however the cobalt reagent is allowed to stand in contact with strong tannin plus KNO_3, a membrane of vitreous appearance is formed which contracts spontaneously. After washing, I still found the precipitate embedded in a colloidal mass, so that, if we may follow the analogy, we should find the typical ppt. in tannin bearing cells embedded in a similar colloidal mass. I have however failed to find the ppt. in Clusia and other forms in which tannin occurs. The question demands further study. I take account only of forms in which the above complication does not occur.

Trichomes. — Trichomes of Pelargonium, Begonia, Gloxinia, Saint Paulia and Sicyos furnished the material. Epidermis was stripped

off, or transverse sections were cut and after treatment were subjected to four hours washing in ice-cold distilled water, in a refrigerator.

In many cells the ppt. occurs as granules entrained in the cytoplasm, with no definite position, but a wide variety of behaviour aside from this was observed. Small irregular creeping precipitation membranes in the wall beneath the cuticle were common, e. g. in Gloxinia. Liesegang bands were beautifully developed, often throughout the whole length of the trichome, and the rates of diffusion of the reagent through the whole length of the trichome could be determined. E. g., in one case each band was formed in a trifle less than seven seconds. The bands themselves lay either within the cellulose wall or in the cytoplasm or both. When in the wall, the bands were usually frustums of cones in form with the apex of the cone directed toward the apex of the trichome (figs, 1, 2). This evidently indicates gradients of diffusion. When the reagent met a transverse septum, the next band was further away than it would have been otherwise. These bands were formed as clearly in dead and empty cells as in living ones, and even in the multicellular trichomes of Begonia. Collapsed cells indeed showed every variety of behaviour seen in Liesegang rings developed on gelatine plates or in rods. Since we have here primarily nothing to do with the physics or chemistry of the Liesegang phenomen, further mention of details would be fulsome. I can only recommend plant trichomes as convenient capillary tubes in which this behaviour may be studied with great ease and satisfaction.

Disregarding the banded precipitate as clearly not contributing evidence of localization of potassium for the moment, and regarding only trichomes in which no such banding was seen, and only cells which were in sound condition, including the glandular trichomes of course, one may say without fear of contradiction only that the cobalt-potassium reaction does occur in the cells, but the position in which the ppt. occurs teaches us nothing further. Particularly to be noted is that, in addition to the above mentioned banding, the ppt. formed in the cell may also be laid down in periodic fashion (fig. 3). I observed this in the trichomes of Pelargonium. A word as to the nature of the precipitate in the Liesegang rings. There can be no doubt that these rings are caused by the periodic reaction between the cobalt reagent and the entering sulphite, because of the failure to wash out the former. This is, of course, due to the cuticle encasing of the trichome. When the trichome is broken, the reagent enters here, as well as at the base, and two sets of Liesegang bands, approaching each other, are formed

Epidermis. — The approach of the reagent with respect to the epidermis is always from the chlorenchyma side and the ppt. usually lies on or near the inner wall. According to the amount of chlorenchyma present, the penetration of the reagent is more or less impeded. Air in the intercellular spaces likewise hinders its penetration. A rapid treatment with absolute alcohol, previous to applying the cobalt reagent, insures a more even result, without however altering the net issue. This method is open to some, if perhaps little, objection, since the alcohol certainly affects the protoplasmic membrane.

Leaves with very large epidermal cells (as Platysynaphia) permit cutting away the outer epidermal walls, opening all the cells. When such a preparation is made and treated, the ppt. is found clinging to the cut edges of the synclinal walls. Elsewhere, the ppt. clings to the cytoplasmic utricle, and this condition prevails generally, when the cells are not damaged. The granules may be small and fairly evenly distributed or larger and fewer may occur, as in the accessory cells of Scindapsus, which belongs to the Commelina type of Porsch (1905). The epidermis of this plant is peculiarly instructive, for the accessory cells show a heavy potassium content, but certainly with no suggestion of definite localization in the living cells, though betraying segregation of granules during the reaction, in that these find their way into odd corners formed by cell walls. Curiously enough, the guard-cells are apparently devoid of potassium if we may judge solely from the objective appearances.

Not infrequently the outer epidermal walls contain black circular or lobulated precipitation membranes, similar to those seen in roots and in the walls of trichomes. The walls of the ends of the guard-cells of Zea, even after prolonged washing, appear dark, distinctly darker than the walls elsewhere.

Chlorenchyma etc. Nothing of note is discoverable in the cells of the chlorenchyma by which they may be brought into contrast with other cells in regard of the potassium reaction.

In no case have I seen unequivocal evidence that potassium is to be found in the chloroplasts, but the accumulation of ppt. on their surface is common enough. This is seen readily in the large "water" cells which occur just beneath the lower epidermis in Scindapsus, which are poor in chlorophyll, but the plastids of which stand out as speres of black ppt. In Zea however the chloroplasts are quite clear. The chlorenchyma of Platysynaphia I found particularly rich in ppt., the granules being indiscriminately scattered about among the chloro-

plasts, apparently, but in reality, I think, sticking to the inner cytoplasm. The appearances in a word are practically identical with those seen by Macallum, but his observations do not cover the whole matter, as e. g., the occurrence of a single granule of ppt. in a chlorenchym cell, or a huge clumping of ppt. in one place, as may be seen frequently where two cell walls meet where obviously they are not concerned in the serious business of conjugation. In Allium the chlorenchyma gave an abundant reaction, but afforded poor evidence for any inference beyond merely that the potassium was there.

Nucleus. — With Weevers and Macallum I have not found a ppt. in the nucleus but often the nucleus is covered by a fine granular ppt. Why may it not be argued that this was formed by the reagent meeting the potassium as it diffused out of the nucleus? And if not, where in fact was the potassium? It seems hardly possible to escape the idea that, because of the great mobility of K-ions, the penetration of the reagent at the walls would be accompanied by migration of potassium toward the walls, hence depriving the nucleus of that substance. This consideration led Weevers to experiment with Noctiluca, the nucleus of which, on account of its position, would favor detection within it of the potassium if present, but without positive results. For the present, therefore, the facts as maintained by the authors cited must be granted until contrary evidence is gained.

Indeed so confusing are the facts gleaned in the course of the work that I sought for some explanation of the results in the technique. I therefore did the following experiments to determine the character of the interaction between the reagents themselves and between the cobalt reagent and potassium.

Ammonium sulphide was allowed to diffuse into gelatin with cobalt hexanitrite in it. Liesegang "rings" — preferably here one should say bands or zones — were formed. The details of the structure obtained duplicated those obtained in the trichomes (figures 1, 2). The cobalt reagent was also allowed to diffuse into gelatin with potassium nitrate in it. I here obtained small yellow droplets which showed some angularity especially, of course, the larger. It may be supposed that at the temperature prevailing these were concentrated solutions partly crystallized. At all events, they were apparently similar to the ppt. formed in cells (which sometimes also appear crystalline) but, what is more important, no periodicity comparable to the Liesegang effect was seen. If fragments of cotton fiber are present in the gelatine, the ppt. accumulates on the surface of the fiber.

I then made a preparation of gelatin and potassium salt, placed a small drop on a glass slip, covered it with a thin cover and after setting, I applied the cobalt reagent to the edge of the cover. After the reaction above noted was completed for a zone of two or three mm. I placed the preparation in running water (t. 10° C.) for several hours to wash out the excess of cobalt reagent. I then applied ammonium sulphide to the edge of the cover. I now got both banding and blackening of the ppt. In one such preparation after standing overnight I found beautiful yellow crystals, single, in pairs, and in various forms of cluster, even in the form of a druse, (in the sense of the plant histologist).

The obvious and inescapable conclusion is that the Liesegang rings I obtained in trichomes were due to the persistence of the cobalt reagent, which reacts with ammonium sulphide to form a black salt. The remedy obviously was to attempt to wash out the cobalt reagent thoroughly, but this was more easily proposed than achieved. However, I found that, after prolonged washing the trichomes of Pelargonium (lemon scented var.) showed no more the dark bands in the walls, but, on the other hand, did show that the precipitation of potassium had, apparently produced the Liesegang effect, since the granules were sometimes definitely laid down in clusters of dendritic appearance in periodic fashion (fig. 3). I say that the potassium was thus precipitated, since the washing (in ice water for over four hours) had apparently cleared the cobalt reagent out of the walls. In other trichomes the ppt. was evenly scattered, and this would be adduced as evidence of the occurrence of the potassium. Either therefore potassium was absent from the trichomes in which the ppt. fell out in the Liesegang fashion, and we have to thank the presence of the cobalt reagent for the result, or the potassium was thrown out periodically.

The Liesegang bands in the central cylinder of roots may also be due to the persistence of the cobalt reagent in spite of the washing of a root 1 mm in diameter for two hours, and checking the washing by testing the final wash water, as in all cases demanding the more critical technique. Further work may throw a clearer light on this and on the occurrence of the curious precipitation membranes frequently seen in roots and elsewhere.

It is further also possible that the dark plugs and bands seen in the Cyanophyceae were of the same nature, but when it is stated that these minute objects were washed for three hours in distilled water, frequently changed and kept ice cold, either much must be said for the persistence of the cobalt reagent, or little for the method, unless

it should turn out that potassium in very truth does occur in the manner indicated in the body of this account.

It would appear therefor that the application of the method under consideration to the study of the distribution of potassium in plants is attended with peculiar difficulties not hitherto properly evaluated by previous observers. Until we know more about the matter, theoretical considerations are superfluous. The following conclusions may however be drawn, subject to correction always, but reasonable in the light of the observed facts.

Plant organs, tissues, and even cells, have peculiarities of structure which permit or hinder diffusion currents. The cellulose wall may adsorb the reagent in question[1]) or it may be held by capillarity in minute interstices (such as the pore in the Cyanophyceae, or in the pits or fissures of the diatoms), whence removal is peculiarly difficult. Accidental circumstances such as fissures in the cuticle, allow an uneven entrance of the reagent leading to results explicable only when this fact is known.

Coupled with the foregoing is the difficulty of freeing the tissues of the cobalt reagent. It was found that, even after prolonged washing (4 hours) evidence of the cobalt reagent could be found in the occurrence of Liesegang bands in trichomes and roots. Even when these were not observed in trichomes whence after long washing the cobalt had been dispelled, we may infer, the precipitate supposed to indicate potassium was frequently also found in bands. That the ppt. was indeed of a potassium-cobalt origin may be questioned, but an admission to the contrary does not remove the quandary, one which is not lessened by the fact that periodic precipitations have been observed in such minute objects as the blue-green algae.

Tannin appears to interfere with the behaviour of the cobalt reagent. In some tissues where tannin occur, no evidence of ppt. could be found.

When, by prolonged washing, it is reasonably certain that the cobalt reagent has been completely eliminated, the distribution of the ppt. of the double salt of potassium and cobalt in the cell does not permit the drawing of any inferences as to the distribution of potassium in the living cell, beyond the one conclusion, made by Weevers, and to which from my own observations I can subscribe, that the ppt. occurs in the vacuole, and becomes secondarily attached to the cytoplasm or to plastids, nucleus etc. Potassium may occur in the cytoplasm as

1) This view was also advanced by Czapek, Biochemie der Pflanzen, 2, p. 533, 1920.

obviously it must during the migration of potassium ions through the cytoplasm, but even if it were caught here, it would collect to form granules, droplets or crystals of visually appreciable size, if they are to be observed. Having collected, they would not be as in life, analogously to the precipitation of potassium in gelatin.

In particular also, regarding the distribution of potassium in the guard cells of stomata, it has been suggested that (Macallum, 1912) the potassium salts collect according to the principle of surface concentration on the outer convex surface of the guard cell. If this is the case it is unfortunate, if the principle is to be applied, since, as a matter of fact, the greatest convexity of surface is to be found, not on the outer convex wall, but on the thin wall adjacent to the stomatal pore, namely, on the diametrically opposite side of the cell. Since the stoma is an osmotic mechanism, well enough understood so far as its cruder workings are concerned, to call on surface concentration seems superfluous.

Furthermore, growing points are regions of less cuticularization, and hence points of more ready entrance of reagents. The inferences in this regard need no further amplification.

Summary.

The purpose of the foregoing account is to present an evaluation of the cobalt-sodium-hexanitrite method of determining the localization of potassium in the living cell. It has been found that for this purpose, the reagent in question is inadequate as at present used. The position of the ppt. appears to depend upon various conditions, important, if not chief, among which is the local entrance of the reagent through portions of the wall which for one reason or other permit a more rapid diffusion than elsewhere.

The absorption of the reagent by cellulose and mucilaginous walls is evidently another disturbing factor, as is also the great difficulty of washing out the reagent from cul-de-sac positions such as occur in trichomes.

That the reagent may however be used for the purpose of determining the localization of potassium in various tissues is another and quite different question. Recently Miss E. S. Dowding, working in Professor F. J. Lewis' laboratory, has found the reagent of great value for this purpose, as she showed at the recent (Toronto) meeting of the British Association for the Advancement of Science. Her paper is still unpublished so that only cursory reference may at present be made to it.

It may properly be added that, in certain details no evidence has been found to controvert the conclusions earlier reached by Macallum and by Weevers.

Evidence of potassium in the Cyanophyceae in the peripheral region, as observed by Macallum, was obtained, in contradistinction to Weevers.

The nucleus was never found to contain the ppt. (Macallum, Weevers).

With Weevers, I have to believe that there is no evidence of definite localization of potassium in the cytoplasm. The evidence rather shows that the salt is contained chiefly in the vacuoles. Chloroplasts were also found to lack ppt., so that, in common with the nucleus, we must at present suppose them free of potassium.

Citations.

Macallum, A. B. (1905), On the distribution of Potassium in animal and vegetable cells. Journ. Physiol. **32**, 95—128.

Ders. (1910), Surface tension in relation to cellular processes. Science, N. S. **32**, 449—492.

— — (1912), Surface tension and vital phenomena. Univ. Toronto Studies Physiol. Ser. No. 8. Transl. from Ergebn. d. Physiol., Bd. 9.

— — (1912), The role of surface tension in determining the distribution of salts in living matter. Trans. 15th Intern, Cong. Hyg. & Dem. Sect. II, 1—11.

— — (1914), The physics of secretion and excretion. Journ. Biol. Chem. **17**, No. 2.

— — (1922), Further observations on the cobalt nitrite reaction for Potassium in animal and vegetable cells. Arch. Néerland. Physiol. de l'Homme et des Animaux **7**, 304.

Porsch, O. (1905), Spaltöffnungen im Lichte der Phylogenie. Jena.

Tunnmann, Otto (1913), Pflanzenmikrochemie. Berlin, S. 110.

Weevers, Th. (1911), Untersuchungen über die Lokalisation und Funktion des Kaliums in der Pflanze. Rec. des Trav. bot. Néerland **8**, 289—332.

Dowding, E. S. (1924), Abstract in Journ. Brit. Assn. Adv. Sci. Toronto meeting.

Explanation of figures (plate V).

Fig. 1. Saintpaulia sp. Trichome with Liesegang bands formed by the reaction of ammonium sulphide with cobalt-sodium-hexanitrite in the walls.

Fig. 2. A similar trichome, at lower magnification. The entrance of the reagent at the base is so rapid that visible periodic pptn. does not occur.

Fig. 3. Pelargonium sp. Rhythmic precipitation of potassium (?) within the cytoplasm.

Fig. 4. Chaetochloa sp. Rootlet with rhythmic pptn. in the stele. The reagent moved forward from both ends of the rootlet.

Fig. 5, 6, 7. Spirogyra sp. Conjugation-tubes in various stages. The potassium double salt, blackened with ammonium sulphide stands out clearly. Instances are seen of pptn. along the margins of the chloroplasts, and elsewhere; no massing of the salt at the apex of tubes.

Fig. 8, 9, 10, 10', 11, 12. Equisetum arvense: young prothallia.

Fig. 8. Rhizoid cell with masses of ppt. in various positions.

Fig. 9. Apical cell of four-celled stage, showing the ppt. as round disks or rings on or near the inner surface of the cell-wall.

Fig. 10 and 10'. Six-celled stage. Owing to the density of the protoplasm in the more apical cells an even exposure was difficult. Two prints are therefore given of the same negative. In fig. 10' the ppt. in the more apical cells is better seen.

Fig. 11. Three-celled stage showing granules of ppt. in the rhizoid but not massed at the apex. The apical cell has a large mass on one side and some granules near the apex.

Fig. 12. A portion of the same prothallus as that of fig. 10, but more highly magnified. Massing of ppt. on the upper faces of the transverse walls and cakes of the same clothing or partially clothing the chloroplasts. The nucleus is seen free of ppt.

Fig. 13. Zygnema sp. showing the different character of the cell-wall in the zones of the transverse walls. Iodine-eosin.

Beiträge zur Kenntnis der brasilianischen Utricularien.

Von **Edmund M. Merl** (München).

Mit 3 Abbildungen im Text.

Das umfangreiche Material brasilianischer Utricularien und Genliseen, das von Dr. Philipp von Luetzelburg während eines 12jährigen Aufenthaltes in Brasilien auf vier großen Reisen durch die östlichen Teile des Landes, sowie auf 42 Exkursionen in die Serra dos Orgãos gesammelt wurde, liegt nunmehr der Hauptsache nach gesichtet vor. Die größtenteils aus Alkoholmaterial bestehende Sammlung (über 200 Gläser und Tuben sowie 8 Herbarbogen) ist in erster Linie wertvoll für die Systematik der Utricularien, da sie neben schon gut bekannten Arten auch Material einer Anzahl bisher nur unvollständig beschriebener und verschiedener neuer Arten enthält. Eine wesentliche Bereicherung wird auch die Floristik und Pflanzengeographie durch die Auffindung neuer Standorte und die schärfere Festlegung der örtlichen Verbreitung einzelner Gruppen, als bisher möglich war, erfahren. Hinsichtlich der Morphologie der südamerikanischen Utricularien und Genliseen scheinen ja wohl kaum mehr große Überraschungen bevorzustehen, nachdem hauptsächlich durch Goebels Arbeiten die höchst komplizierten, hier herrschenden Verhältnisse namentlich auch entwicklungsgeschichtlich im wesentlichen klargelegt sind. Was jetzt noch an morphologischen Einzelheiten auf diesem Gebiete zutage gefördert wird, kommt daher vorwiegend der Systematik, die besonders früher die feinere Struktur der vegetativen Teile der Utricularien zu wenig berücksichtigte, zugute. Namentlich ist hier auf die Form und den Bau der Blasen hinzuweisen, die ein wertvolles Hilfsmittel für den Systematiker bilden, indem aus ihnen, wenn nicht die Art, so doch meist die Gruppenzugehörigkeit erkannt werden kann, was bei dem oft nur spärlich oder unvollständig vorhandenen Sammlungsmaterial von Bedeutung ist. Besonders fruchtbringend sind in dieser Hinsicht natürlich Sammlungen von Alkoholmaterial. Neben derartigen

morphologischen Einzelheiten, die mehr systematisches Interesse beanspruchen, infolgedessen auch am besten im Zusammenhang mit der systematischen Beschreibung zu behandeln sein werden, ergab die Bearbeitung des Luetzelburgschen Materials doch auch einiges von allgemeinerem Interesse. Hierzu gehört die Wiederauffindung der Utricularia Warmingii Kam. und die Ergebnisse eines durch Luetzelburg selbst noch in Brasilien ausgeführten Aussaatversuchs von Utricularia Dusenii Sylvén.

Utricularia Warmingii Kam.

Diese von Kamienski[1]) neu aufgestellte Art wurde zuerst durch A. F. Regnell im Staate Minas Geraës bei Caldas (23. März 1877) entdeckt. Seitdem wurde die Pflanze nicht wieder beobachtet, so daß die Exemplare im Herbar des botanischen Museums in Upsala die einzigen in Sammlungen verwahrten Stücke zu sein scheinen. Durch die Direktion des botanischen Museums in Upsala wurde es mir ermöglicht, diese Exemplare sowie die anderen dort vorhandenen brasilianischen Utricularien und Genliseen mit dem hiesigen Material zu vergleichen, und es sei mir gestattet, hierfür an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen. Bei der Bearbeitung verschiedener von Luetzelburg am Rio Conceicão in Goyaz 1912 gesammelter Wasserutricularien fanden sich Bruchstücke einer anscheinend freischwimmenden Art von höchst auffallender Form. Bei näherer Untersuchung ergab sich eine ziemliche Übereinstimmung mit der von Kamienski für U. Warmingii gegebenen Diagnose, und der Vergleich mit den Regnellschen Originalexemplaren bestätigte die Richtigkeit der Bestimmung. Leider scheint über dieser Pflanze ein merkwürdiges Mißgeschick zu schweben. Die sonst prächtig erhaltenen Regnellschen Exemplare sind ohne Blüten, die einzige von Kamienski untersuchte stark zerquetschte Blumenkrone ließ nach seinen Angaben die Form der Blüte nicht mehr genau erkennen. Die Diagnose ist daher in diesem Punkte zweifelhaft und unvollständig. Das Luetzelburgsche Alkoholmaterial gestattet nun diese Lücken auszufüllen. Allerdings hatte gerade das Material vom Rio Conceicão stark gelitten, die wenigen Bruckstücke der U. Warmingii befanden sich in teilweise mazeriertem Zustande und waren nur mit großer Mühe überhaupt noch zu einer Untersuchung verwendbar.

1) Kamienski, F., Neue und unbeschriebene Arten der Gattung Utricularia. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1894, Bd. 12, S. 7.

U. Warmingii erinnert in ihren vegetativen Teilen an unsere U. vulgaris. Die Pflanzen erreichen eine Länge von 10—30 cm. Die Blätter stehen zweizeilig wie bei U. vulgaris oder anderen Wasserformen und tragen verhältnismäßig spärlich in den Achseln der Gabelungen der feinzerteilten Blättchen sitzende Blasen von bis 2,5 mm Durchmesser. Die Form der Blasen (Fig. 1 *D*) entspricht der in der U. vulgaris-Gruppe: zwei in mehrere fadenförmige Zipfel sich teilende Antennen sitzen rechts und links oberhalb des Blaseneingangs. Diese Antennen scheinen bei dem aus Goyaz stammenden Material etwas kürzer und weniger geteilt zu sein, doch könnte dies auch auf den mangelhaften Erhaltungszustand zurückzuführen sein. Seitlich vom Blaseneingang findet sich noch rechts und links je ein haarartiges mehrzelliges Anhangsorgan, das mitunter auch fehlen kann, jedenfalls weniger auffällig als die Antennen ist. Den Blasenvorhof umgeben mehr oder weniger langgestielte Schleimhaare mit birnförmiger Endzelle. Die Klappe trägt in der Mitte des unteren Teiles vier bis fünf büschelig stehende Borstenhaare, daneben einige Schleimhaare mit großen Köpfchen. Die Gestalt der vierteiligen absorbierenden Balkenhaare im Innern der Blase ist aus Fig. 1 C ersichtlich. Mit denen der U. vulgaris-Blasen haben diese Balkenhaare die Eigenschaft gemeinsam, daß die Spitzen der Endzellen alle annähernd nach einer Seite gerichtet sind. Bietet die Pflanze so hinsichtlich des Baues ihrer vegetativen Organe nichts Neues, so ist der Bau der Infloreszenzen um so bemerkenswerter, als hier ein Typ vorliegt, der bei keiner anderen Art vorkommt. Die Infloreszenzen stehen dorsal auf den Sprossen in Abständen von 3—4 cm und sind in ziemlicher Nähe des Vegetationspunktes der ganzen Pflanze schon recht weit entwickelt. In ihrem unteren Teil ist die Infloreszenz zu einer stark aufgetriebenen ca. 1,5—2 cm langen Blase umgewandelt und bildet so einen aufrechtstehenden, innen Luft führenden, bojenartigen Schwimmkörper, an dessem oberen Ende inmitten dreier quirlständig angeordneter eiförmiger Brakteen sich eine einzige ca. 1,5—2 cm

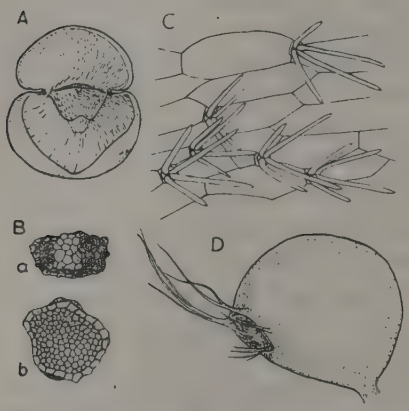


Fig. 1. Utricularia Warmingii. A Blumenkrone aus Knospe präpariert; B Samen, *a* Seiten-, *b* Flächenansicht; C Haare im Innern der Blase; D Blase.

langgestielte Blüte erhebt. Nach dem Abblühen biegt sich der Blütenstiel stark nach abwärts. In jugendlichem Zustande stehen die Infloreszenzen als länglich eiförmige Körper in ziemlicher Nähe des Vegetationspunktes der Sprosse, die gipfelständigen drei Brakteen umschließen die junge Blütenanlage noch vollständig. Bei den erwachsenen In-

Fig. 2. Utricularia Warmingii. Habitus; nat. Gr.; Herb. Upsala.

floreszenzen betrug der Durchmesser des blasig erweiterten Teiles an den Regnellschen Herbarexemplaren bis 3,5 mm, beim Alkoholmaterial aus Goyaz betrug er bis 6 mm. Dieser Unterschied dürfte darauf zurückzuführen sein, daß beim getrockneten Material die Blasen schon mehr oder weniger zusammengeschrumpft waren. So erklärt sich wohl auch der Umstand, daß die Infloreszenzblasen der Regnellschen

Pflanzen eine mehr gleichmäßig gestreckte Umrißform aufweisen, während Luetzelburgs Exemplare im oberen Teil eine stärkere Ausbauchung zeigen, wodurch ein länglich- bis verkehrteiförmiges Umrißbild entsteht. Die Wandung der Blase ist aus dünnem parenchymatischen Gewebe gebildet und wird von einer größeren Zahl einfacher in der Längsrichtung verlaufender Leitbündel durchzogen. An Blütenmaterial lag nur eine stark zerfetzte erwachsene Blüte, an der die Form der Ober- und Unterlippe nicht mehr erkenntlich war, zur Untersuchung vor. Gut erhalten war daran der stark mit länglichen Papillenhaaren besetzte, ziemlich tief geteilte Gaumen und der auffallend kurze, nur ca. 3 mm lange kegelförmige, an der Spitze leicht ausgerandete Sporn, der kaum die Hälfte der Länge der Unterlippe erreicht. (Kamienski: „labium inferius corollae subaequante [?].") Die Präparation einer jüngeren Knospe (Fig. 1 A) ermöglichte dagegen die Rekonstruktion der Blütenform auch hinsichtlich der Ober- und Unterlippe. Beide sind ungeteilt, rundlich, die Oberlippe kürzer als die Unterlippe, jedoch länger als das obere Kelchblatt, ob „duplo longius", wie Kamienski vermutet, ließ sich nicht sicher feststellen. Die kleinen Samen (Fig. 1 B) erinnern ziemlich an die unserer europäischen Utricularien. (Durchmesser: 0,58 : 0,28 mm.)

Kamienski stellt die Art in die Gruppe Megacista DC. (Prodromus 1844, p. 3), von der bis jetzt für Südamerika und Westindien sechs, für Nordamerika eine Art angegeben werden. U. Warmingii stellt aber einen von allen diesen Arten prinzipiell verschiedenen Typ dar. Während bei den anderen zur Sektion Megacista DC. gehörigen Arten ein Quirl am Grunde blasig aufgetriebener, horizontal auf dem Wasser liegender Schwimmblätter am unteren oder mittleren Teil der Blütenstände vorhanden ist, wodurch die Schwimmfähigkeit und Stabilität der Infloreszenzen beträchtlich erhöht wird, ist bei U. Warmingii die Infloreszenz selbst zu einer Schwimmboje, die mit ihrer Längsachse senkrecht zur Wasseroberfläche steht, ausgebildet. Immerhin gehört die Pflanze nach ihren sonstigen Merkmalen in die Nähe sowohl der Sektion Megacista wie der Sektion Lentibularia. Es dürfte sich empfehlen, sie als eigene Gruppe diesen beiden Sektionen anzuschließen.

Utricularia Dusenii Sylvén.

Keimung.

Die Wichtigkeit der Reihenfolge und Art und Weise der Organbildung an den Keimpflanzen für die morphologische Deutung der mannigfaltigen Organformen bei Utricularia ist aus den Arbeiten

Goebels genügend bekannt. Die zierliche Utricularia Dusenii Sylvén hat, wie schon wiederholt in früheren Veröffentlichungen betont wurde, eine merkwürdige Ähnlichkeit mit der im Vergleich zu ihr riesenhaften U. reniformis St. Hil. Diese Ähnlichkeit erstreckt sich nicht allein auf die nierenförmige Blattform und die dreigeteilte Unterlippe mit den beiden großen Seitenlappen und dem kleinen schmalen Mittelläppchen, sondern kehrt auch an feineren Merkmalen wieder, z. B. an der Form der Blasen und an gewissen stacheligen Fortsätzen der Samenschale. Man trifft daher mitunter in Herbarien bei U. reniformis eingeordnet Indeterminaten von U. Dusenii. Nachdem U. reniformis[1]) mit U. nelumbifolia Gardn.[2]) und U. Humboldti R. Schomb. einen Keimungstyp haben, der von dem der meisten anderen Utricularien erheblich abweicht, war es von Interesse, das Verhalten der U. Dusenii in dieser Hinsicht kennenzulernen. Trotzdem bereits früher ein umfangreiches Material dieser Art, teils aus dem Orgelgebirge teils vom Corcovado stammend, von mir untersucht wurde, gelang es niemals, Keimpflanzen aufzufinden. Diese Lücke wird nun ausgefüllt durch einige von einem Aussaatversuch Luetzelburgs herrührende Keimpflanzen, die laut beiliegendem Zettel am 16. Februar 1916 zur Keimung ausgelegt worden waren und am 20. Juni 1916 gekeimt hatten. Fig. 3 stellt unter A zunächst eine Keimpflanze von U. reniformis, ebenfalls von einem Aussaatversuch Luetzelburgs herrührend, dar. Da die Keimung dieser Art bereits an anderem Orte beschrieben wurde, erübrigt sich ein näheres Eingehen hierauf. Es sei nur auf die zahlreichen nahezu gleichzeitig angelegten Primärblätter hingewiesen, denen als nächste Organe am Keimlingsvegetationspunkt zwei gestielte Blasen folgen. Auffallend ist bei der abgebildeten Keimpflanze das Fehlen

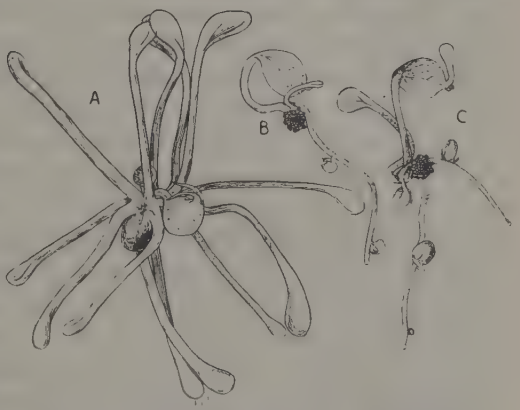


Fig. 3. A Utricularia reniformis, Keimpflanze; B und C Utricularia Dusenii, Keimpflanzen.

1) Luetzelburg, Ph. v., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. Flora, Bd. 100.

2) Merl, E. M., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien u. Geuliseen. Flora. Bd. 108, S. 152—154.

der charakteristischen Zipfel der Primärblätter, wie sie Luetzelburg abbildet und wie sie auch bei den Keimpflanzen von U. nelumbifolia vorkommen. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß die von Luetzelburg beschriebene Keimpflanze zu einer anderen der Reniformis nahestehenden großen Art, vielleicht U. ianthina Hook f. oder U. maxima G. Web., gehört.

U. Dusenii folgt nun einem ganz anderen Schema. Wie bei U. longifolia Gardn. und zahlreichen anderen Arten werden als erste Organe ein Blatt und ihm ungefähr gegenüber ein Ausläufer angelegt. Der dazwischenliegende Vegetationspunkt bildet dann abwechselnd Blätter, Blasen, Ausläufer. Möglicherweise geht er später zur Bildung eines Infloreszenz über, doch wäre auch denkbar, daß er vorher abstirbt, so daß die Blütenstandsbildung sich auf die Ausläufer beschränkt. Bei den beiden abgebildeten Keimpflanzen (Fig. 3 B und C) zeigt das erste Primärblatt an der Spitze Regenerationserscheinungen, wie sie von mir bereits an anderem Orte für diese Art beschrieben wurden.

Die Ähnlichkeiten von U. Dusenii und U. reniformis erstrecken sich also nicht auch auf die Keimung: bei U. reniformis Vorhandensein zahlreicher chlorophyllführender Primärblätter schon beim Embryo, sofortige Keimung bei der Aussaat (bei U. nelumbifolia sogar noch innerhalb der Fruchtkapsel, weshalb Goebel diese Arten zu den „lebendiggebärenden Pflanzen“ rechnet) — bei U. Dusenii Entwicklung eines Primärblattes und eines Primärausläufers aus am Embryo noch kaum deutlich differenzierten Meristemhöckern.

Versuch zur Erklärung der Ameisenpflanzen.

Von **M. Möbius.**

Die „Ameisenpflanzen“ sind noch immer ein umstrittenes Kapitel der Biologie. Gegenwärtig neigt sich die Anschauung dahin, daß das Verhältnis der Ameisen zu den von ihnen regelmäßig bewohnten Pflanzen nur einen Fall des Parasitismus darstellt, bei dem alle Vorteile auf seiten der Ameisen liegen. Bailey (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 45, 1922) will nicht einmal eine kausale Beziehung zwischen der Bildung der Ameisenwohnungen, extrafloralen Nektarien oder Futterkörperchen und der Gegenwart der Ameisen zugeben. Denn wenn die genannten Gebilde von den Pflanzen zugunsten der Ameisen erzeugt würden, so müßte auch die Pflanze Nutzen davon haben, also auch von den Ameisen Vorteil ziehen, was ihm sehr unwahrscheinlich ist. Dabei scheint Bailey, dessen Arbeit ich übrigens nur aus einem Referat kenne, ganz zu übersehen, daß es noch andere Fälle gibt, in denen ein Parasit bei seinem Wirt morphologische und physiologische Veränderungen hervorruft, die nicht nur rein zum Nutzen des Parasiten, sondern sogar zum Schaden des Wirtes sich ausbilden. Auf diese „fremddienliche Zweckmäßigkeit“ hat wohl zuerst Becher in seinem vortrefflichen Buche, das diesen Titel trägt, nachdrücklich hingewiesen. Ein Mediziner Dr. Armin Müller-Leipzig, hat neuerdings zusammengestellt, was von solchen Fällen bekannt ist. Er führt an: die Gallen (nach Becher), die Bildung von Staubgefäßen in den weiblichen Blüten von Lychnis dioica durch Ustilago antherarum, die „parasitäre Kastration“ (nach Giard) bei Krabben durch Sacculina, die Gastpflege gewisser Käfer durch Ameisen (nach Wasmann), die durch Myxosporidien und ähnliche Organismen hervorgerufenen Fischkrankheiten, (nach Weißenberg) und schließlich gewisse Entzündungskrankheiten u. a. in der menschlichen Pathologie. Bei allen diesen Erscheinungen aber geht von dem „Parasiten“ (oder Symbionten) ein Reiz aus, und nur infolge dieses Reizes entsteht die dem reizenden Organismus dienende Veränderung des gereizten Organismus, wie es ja bei der Galle am deutlichsten ist. Nun hat bereits Fiebrig, der die Existenz von wirklichen Ameisenpflanzen ebenso entschieden bestreitet wie Bailey, darauf hingewiesen, daß die Anpassungserscheinungen, von Cecropia z. B., an Ameisen sich den Gallenbildungen anschließen lassen. Ich zitiere hier seine Worte, wenn

ich auch keineswegs eine so grob mechanische Erklärung zugeben möchte und nicht verstehen kann, wie die Pflanze durch das Bohren von Ameisen zu der Ausbildung von Futterkörperchen veranlaßt werden sollte. Fiebrig sagt also (S. 54):

„Können wir uns die Entstehung dieser Pflanzenprodukte nur spontan vorstellen, sollte es nicht gestattet sein, deren Bildung, wenn wir sie als Anlockungsmittel nicht qualifizieren können, vielmehr direkt durch die Aktivität der Ameisen, durch einen mechanischen Reiz uns entstanden zu denken, als welchen wir vielleicht das beständige Bohren, das Aushöhlen im Innern der jüngsten Internodien, unmittelbar neben der Blattbasis resp. dem Haarkissen ansehen dürften, so daß endlich die Pflanze auf den kontinuierlichen Reiz hin zu gewissen Reaktionen gezwungen worden wäre, die schließlich die Ausbildung von drüsenartigen Anlagen im Gefolge gehabt hätten, welche zuletzt konstant blieben und vererbt wurden? Gibt uns doch schon die nahe verwandte Ficus Carica in ihren Gallenblüten ein Beispiel für derartige vererbliche Modifikationen, die, wenn auch in diesem Falle insektophiler Natur, so doch direkt durch den von der Gallwespe ausgeübten Reiz zustande gekommen sein dürften, und eben dahin mögen einige bei den Pilzkulturen der Attinen beobachteten Erscheinungen gehören, welche, wie Möller gezeigt hat, vererbungsfähige Neubildungen darstellen. Das große Heer der Gallenbildungen mit den auffälligsten Formenerscheinungen, bei denen es häufig auch zu papillenartigen Emergenzen, die ihrem Habitus nach den Trichomen des Blattstielpolsters ähneln, und manchmal auch zu drüsenartigen Ausscheidungen kommt, wären solche erzwungenen, einzig auf Insektenreiz zurückzuführenden Reaktionen, die freilich nicht konstant und vererbungfähig sind. Von solchen gallenartigen Reaktionen zur Ausbildung bleibender Emergenzen ist freilich ein weiter und schwer verständlicher Schritt; wir dürfen jedoch nicht vergessen, daß wir uns die größte Zahl aller Arten von Anpassungen im Tier- und Pflanzenreiche nur als durch äußere Reize entstanden zu erklären vermögen, wobei es auch manchmal der direkte mechanische Einfluß von Tieren gewesen sein mag, der eine für den leidenden Organismus nicht immer günstige oder vielleicht nur sekundär die Entwicklung fördernde Anlage bei diesem entstehen ließ."

Wir müssen also vor allem zugeben, daß die Pflanzen ihre Organe in auffallender Weise umbilden oder ganz neue Organe entstehen lassen zugunsten anderer Organismen, die davon Vorteil haben, ohne daß für die Pflanze ein Vorteil ersichtlich ist, während im Gegenteil für die Pflanze selbst jene Umbildungen nicht nur indifferent sind, sondern

sogar einen offenbaren Nachteil bringen. Das letztere erkennen wir daran, daß z. B. Blätter, die mit mehreren großen Galläpfeln behaftet sind, krank aussehen, oder daß Fortpflanzungsorgane zugunsten der Galle unterdrückt werden. Bei der Gallenbildung nun werden diese fremddienlichen Organe nur hervorgebracht, wenn der Gallenbildner durch seine Anwesenheit und, höchst wahrscheinlich wenigstens, durch von ihm ausgehende chemische Reizstoffe eine Wirkung auf die Pflanze ausübt. Das ist uns noch einigermaßen verständlich, insofern wir einen Zusammenhang wahrnehmen können. Wenn nun aber kein solcher direkter Zusammenhang mehr vorhanden ist, wie bei den Ameisenpflanzen im Gewächshaus, die auch ohne Ameisen Futterkörperchen erzeugen, so liegt die Annahme nahe, daß doch ursprünglich Ameisen durch gewisse Reize und Reizstoffe die Pflanze veranlaßt haben, Domatien, Nektarien oder Futterkörperchen zu erzeugen, eine Annahme, die auch bereits von Fiebrig gemacht worden ist. Wir müßten dann weiter annehmen, daß das veränderte Plasma auf die Nachkommen übertragen worden sei, in denen es sich erhalten hat und geltend macht, die fremddienlichen Organe hervorbringend, auch ohne daß der äußere Reiz erfolgt.

Außer den Myrmecodomatien kennen wir aber auch die Acarodomatien oder Milbenwohnungen, von denen in der Literatur viel weniger die Rede ist, die aber doch auch sehr merkwürdige Gebilde vorstellen. Bekanntlich sind sie ausführlich zuerst von Lundström (1887) beschrieben worden. Es ist leicht, sich von ihrer Existenz an einer Menge von Pflanzen zu überzeugen; besonders hübsch und hochentwickelt sind die roten Täschchen an den Zweigen von Jambosa australis, einer im Gewächshaus nicht selten kultivierten Myrtacee; man findet auch Milben in den Täschchen. Es wird nun angegeben, daß die Acarodomatien spontan entstehen, d. h. auch ohne den Reiz der Milben von den Pflanzen erzeugt werden, sie sollen aber zurückgebildet werden, wenn die Pflanze dauernd von Milben frei gehalten wird.

Diese Acarodomatien scheinen nun noch ausschließlicher als die Myrmecodomatien zum Vorteil ihrer Bewohner als zu dem der Pflanzen zu dienen. Man könnte zwar vermuten, daß die Milben die bewohnten Pflanzen von Pilzsporen und anderen Unreinlichkeiten säubern, vielleicht auch gewisse Schädlinge, z. B. Phytoptus-Arten fernhalten, allein dafür fehlen noch die Beweise. Lundström selbst ist dieser Ansicht, er sieht demnach in den Acarodomatien Einrichtungen, die der Pflanze vorteilhaft sind, und sucht ihre Entstehung durch Selektion zu erklären, indem er sagt: „Die Pflanze besitzt die Fähigkeit im Kampf ums

Dasein sich den Einflüssen der Tierchen derart zu akkomodieren, daß diese auf die eine oder andere Weise den Lebensfunktionen der Pflanze förderlich werden.“ Läßt sich dieser Nutzen aber nicht nachweisen, so haben wir die merkwürdige Erscheinung vor uns, daß die Pflanze die normale Struktur ihrer Organe in auffälliger Weise verändert zu keinem anderen erkennbaren Zweck, als daß sie den Milben Wohnungen schafft. Bei den Acarodomatien ist wohl noch gar nicht der Versuch gemacht worden, sie als Einrichtungen zu irgend einem Nutzen der Pflanze selbst, die erst nachträglich von Milben benutzt wurden, zu erklären.

Die Höhlungen in den Stämmen der Cecropien, in den Knollen der Myrmecodien und andere solche Ameisenwohnungen kann man ihrer Entstehung nach vielleicht auch anders erklären, aber ich möchte hier nicht auf die bereits aufgestellten Erklärungen eingehen. Die Beltschen und Müllerschen Körperchen schienen mir immer die größte Schwierigkeit zu bieten, wenn man sie für etwas anderes als Futterkörperchen für Ameisen ansprechen will, wobei sehr zu beachten ist, daß sie sich bei Pflanzen finden, die auch zu Ameisenwohnungen geeignete Organe haben. Man hat sie von den Perldrüsen der Vitaceen morphologisch, resp. auch physiologisch ableiten wollen, und diese kann man vielleicht als weitergebildete Hydathoden betrachten. Ich will auch nicht leugnen, daß so etwas möglich ist, denn wir sehen oder glauben zu sehen, daß die Pflanzen in einer einmal eingeschlagenen Richtung, bei der anfangs gewisse Vorteile für die Pflanzen erworben wurden, immer weiter schreiten und sogar über das Ziel hinausschießen, so daß das Organ gewissermaßen mit übertriebenem Luxus ausgestattet wird; ich denke dabei besonders an gewisse Insektivoren. So könnten nun auch die Hydathoden sich zu Perldrüsen und diese zu Trichomen entwickelt haben, die so reich mit Nährstoffen versehen wurden, daß sie den Ameisen eine willkommene Nahrung boten. Aber während dort, d. h. bei den Insektivoren, doch immer noch der ursprüngliche Zweck erreicht wird, ist dies hier nicht mehr der Fall, denn durch die Beltschen und Müllerschen Körpercben wird doch kein Wasser mehr abgeschieden. Also könnte man die Sache vielleicht von der anderen Richtung aus zu erklären versuchen. Es würden dann die Perldrüsen der Vitaceen und ähnliche Gebilde, von deren Bedeutung man sich jetzt gar keine Vorstellung machen kann, ursprüngliche wirkliche Futterkörperchen gewesen sein oder auch noch sein für Tiere, die mit der Pflanze sonst in irgendeiner Beziehung stehen. Beweise für die Richtigkeit der einen oder der anderen Anschauung können kaum beigebracht

werden und sind auch nicht für die Zukunft zu erwarten. Was ich also hier zum Ausdruck bringen wollte, ist folgendes:

In den Gallen haben wir Gebilde, die ganz entschieden eine fremddienliche Zweckmäßigkeit aufweisen. Sie entstehen direkt und nur unter dem Einfluß des Gallenerzeugers infolge eines allerdings für uns auch unverständlichen formativen Reizes. Wir können nun auch die Eigenschaften, durch welche die sogenannten Ameisenpflanzen charakterisiert sind, als Äußerungen einer fremddienlichen Zweckmäßigkeit betrachten. Sie unterscheiden sich von den Gallen wesentlich dadurch, daß sie bei gewissen Pflanzenarten erbliche Eigenschaften darstellen, die auch in die Erscheinung treten, ohne daß Ameisen da sind, die einen formativen Reiz ausüben könnten. Möglicherweise sind sie aber ursprünglich ähnlich wie die Gallen entstanden. Die Acarodomatien stellen einen gewissen Übergang zwischen Gallen und Myrmecodomatien dar, insofern sie noch nicht zu dauernd erblichen Eigenschaften der Pflanzen geworden sind, sondern der von den Milben ursprünglich ausgeübte formative Reiz zwar erblich übertragen wird, aber sich bei den folgenden Generationen abschwächt. Diese Abschwächung könnte man sich so vorstellen, daß das veränderte Protoplasma zwar vererbt wird, sich aber allmählich wieder restauriert. Bei der Gallenbildung nun schließlich erfolgt nur eine lokale Veränderung und keine Übertragung auf die folgende Generation.

Als ein allgemeineres Resultat scheint sich mir dabei zu ergeben, daß wir das Prinzip der fremddienlichen Zweckmäßigkeit zur Erklärung auf gewisse Erscheinungen anwenden können, die wir ohne diese Möglichkeit in einem ganz anderen Sinn auffassen würden. Wir können also wirklich von Ameisenpflanzen sprechen und die Existenz von Ameisenpflanzen annehmen, ebenso verstehen wir das Vorkommen von Milbenhäuschen, wenn wir bei den in Betracht kommenden Pflanzen das Prinzip der fremddienlichen Zweckmäßigkeit zum Ausdruck kommen lassen. Es muß natürlich zugegeben werden, daß eine eigentliche Erklärung damit nicht gegeben ist. Aber andererseits kann man auch zugeben, daß uns das Verständnis einer Erscheinung, die wir vorher als höchst merkwürdig, ja unbegreiflich betrachten mußten, erleichtert wird, wenn wir sehen, daß sie anderswo unzweifelhaft ihre Wirkung ausübt. In unserem Falle können wir also die Existenz von Ameisen- und Milbenpflanzen durch die der Gallen begreiflich finden.

Wie nun diese fremddienliche Zweckmäßigkeit erklärt werden kann, war die Aufgabe, die sich Becher in seinem eingangs erwähnten Buch gestellt hat. Er ist dabei zu dem Resultat gekommen, daß

die naturwissenschaftliche Empirie nicht zur Erklärung ausreicht. Wenn nun Becher die Sache so ausdrückt, daß ein höher befähigtes Seelenwesen angenommen werden muß, „das über Wirtspflanzen- und Parasiten-Individuen steht und in diese zweckmäßig wirkend hineinreicht", so kann dies der naturwissenschaftlichen Denkungsart und Ausdrucksweise näher gebracht werden, indem wir die Erscheinung unter den Begriff der Korrelation bringen. Wir wissen nun auch nicht, was Korrelation ist, aber wir lassen ohne weiteres gelten, daß die einzelnen Organe einer Pflanze sich in ihrem Wachstum gegenseitig beeinflussen, wir „erklären" die Entstehung des Flechtenthallus aus dem Einfluß der Alge auf den Pilz, mit dem sie in Symbiose lebt, „obwohl doch zwischen beiden kaum andere Beziehungen bestehen können als Austausch gelöster Stoffe" (Jost, S. 101), wir lassen den Gallapfel unter dem formativen Einfluß der Gallwespe entstehen — wir brauchen also nur einen Schritt weiter zu gehen und auch Anpassungen verschiedener Organismen aufeinander, ohne daß ein stofflicher Zusammenhang besteht, als Fälle der Korrelation zu betrachten, z. B. jene merkwürdigen, so vollkommenen gegenseitigen Anpassungen zwischen gewissen Pflanzen und den sie bestäubenden Insekten, man denke nur an die Jucca und die Juccamotte. Gerade hier haben wir ja Fälle, wo die Erklärung durch die Selektionstheorie schwerlich jemanden befriedigen kann, der sich die Sache genauer überlegt. Wenn wir aber Pflanzen und Tiere als Glieder eines großen Organismus betrachten, so können wir einerseits durch den Begriff der Korrelation eine Verbindung mit der reinen Empirie gewinnen, andererseits kommen wir damit ungefähr auf dasselbe, was Becher in dem höher befähigten Seelenwesen sieht, dessen Ausstrahlungen sich in getrennte Organismen, Tiere und Pflanzen erstreckt und so schließlich den einen veranlassen kann, sich zum Wohl des anderen umzugestalten und sich bis zu einem gewissen Grade aufzuopfern, wie wir es bei der fremddienlichen Zweckmäßigkeit der Gallen und der Ameisenpflanzen finden.

Zitierte Literatur.

Becher, Erich, Die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen. Leipzig, Veit & Comp., 1917. (Vgl. mein Referat in Zeitschr. f. Psych. 1918.)

Fiebrig, K., Cecropia peltata und ihr Verhältnis zu Azteca. Biol. Zentralbl. 1909.

Jost, Ludwig, Pflanzenphysiologie. 4. Aufl. 1923, Bd. II. Jena, Gustav Fischer.

Lundström, Axel N., Pflanzenbiologische Studien. II. Die Anpassungen der Pflanzen an Tiere. Nova Acta Regiae Soc. Upsaliensis 1887, Ser. III, Vol. 13.

Müller, Armin, Die sogenannte fremddienliche Zweckmäßigkeit und die menschliche Pathologie. Virchows Arch. 1923, Bd. 244, S. 308.

Sapindaceae tres javanicae novae e tribu Nepheliearum.

Autore **L. Radlkofer.**

1. **Pseudonephelium javanicum** Radlk., spec. nov. — „Sapindacea (?) spec.“ Koorders-Schumacher, Syst. Verzeichn. Abt. I Java, Nachtr. 2 (1913), S. 12, c. nota: „Foliola an die Blätter von Meliosma simplicifolia erinnernd.“

Arbor; folium (1 tantum et inflorescentiae fragmentum suppetebant) abrupte pinnatum, longius petiolatum; foliola 6, alterna, attamen per paria quodammodo approximata, ex oblongo sublanceolata, apice acute acuminata, basi inaequaliter in petiolulos mediocres angustata, subintegerrima, obsolete remote subrepando-denticulata, chartacea, nervis lateralibus utrinque 10—12 obliquis subtus prominentibus, reti venarum per totum diachyma transmissarum et areolas subquadratas efficientium parum prominulo, supra glabra, nitidula, e viridi subfusca, subtus pilis raris adspersa, rubescenti-fusca, opaca, papillosa, papillis in mediis areolis elongatis centrum (sub lente) convexum reliqua parte pallidius efficientibus, in axillis nervorum fusco-foveolata, diachymate valde lacunoso, impunctata, epidermide non mucigera; flores in cymulas sessiles congesti, breviter pedicellati; calyx 5-lobus, lobis anguste imbricatis ovatis obtusiusculis utrinque dense sufferrugineo-tomentosis, antherarum pressione intus striatis; petala, ut videtur, rara, spathulata, basi villosa, margine glandula una alterave stipitata obsita; discus annularis, tomento denso lanoso sufferrugineo vestitus; stamina 8, basi villosa, antheris ovatis glabris; germen sessile bicoccum dense tomentosum, inter coccos stylo brevi instructum; fructus — (non suppetebat).

Folium petiolo 12 cm longo tereti adjecto ad 40 cm longum, interjugis 3,5—5 cm longis; foliola cum petiolulis 1 cm longis ad 24 cm longa, 7 cm lata. Paniculae rami 8 cm longi. Flores diametro 5 mm.

In Java: Koorders n. 11130β! (in provinciae Banjumas monte Kapal, prope Pandan arum, alt. 700—900 m, m. Nov. 1891, flor.; Hb. Bogor.).

Obs. Specimen nimis muncum; alabastra 2 tantum examinare licuit; petala in altero nulla inveni, in altero 2 minuta, sub disci tomento occulta.

Altera generis species, P. fumatum (Bl.) Radlk., inter alia differt foliolis minoribus pallidioribus.

2. **Xerospermum xanthophyllum** Radlk., spec. nov.

Arbor?; rami petiolique teretes, nigro-fusci, lenticellis crebris prominulis exasperati; folia abrupte pinnata, 2—1-juga; foliola anguste lanceolata, in acumen acutum sensim angustata, basi acuta petiolulis teretiusculis insidentia, margine integerrima subrevoluta, coriacea, nervis lateralibus utrinque ca. 7 oblique erectis subimpressis subtus prominentibus, supra laevigata nitida, subtus parum prominenter reticulato-venosa et glandulis (maculis) epithematicis parvis aegrius perspiciendis hic illic instructa nitidula, glaberrima, nec nisi pilis microscopicis obverse clavelliformibus (striato-bulbosis) subtus crebris (supra rarissimis) ornata, cellulis secretoriis destituta, epidermide paginae superioris substantia flava foeta, inde (sicca) subochracea; flores — non visi, nisi sepala sub fructu persistentia 4, lata, obtusa; fructus mediocres, abortu 1— cocci, cocco abortivo stylique brevis reliquiis apice transversim dilatatis et sulco suturali exaratis appendiculati, cocco fertili ellipsoideo, tuberculis e pyramidato valde depressis partimque fere applanatis et inferioribus multo longioribus quam latioribus obtecto, pericarpio cotyledonibusque cellulis secretoriis destitutis.

Rami fructigeri 3 mm crassi. Folia petiolo 1,5—3 cm longo adjecto 11—17 cm longa; foliola cum petiolulis 5 mm longis 9—13 cm longa, 2—3,5 cm lata. Fructuum pedicello perbrevi incrassato insidentium cocci (sicci) 2 cm longi, 1,3 cm lati, 1 cm crassi. Semen fructus cocco conforme, testa drupacea nigro-fusca; embryo non visus nisi insectorum morsu valde laesus.

In Java? Culta in Hort. Bogoriensi, n. III, i, 50a! (comm. a. 1922 c. Hb. Monac.).

Obs. Species sat affinis X. testudineo Radlk., quod differt foliolorum latitadine et siccorum colore e pallide viridi subfusco, fructu majore, insignius pyramidato-tuberculato.

3. **Nephelium maculatum** Radlk., spec. nov. — „Nephelium? spec.“ Koorders-Schumacher, Syst. Verzeichn. Abt. I Java (1912), Fam. 165, Sapindac., p. 8, c. nota: „Die Blätter erinnern einigermaßen an Xerospermum“. — Vulgo: ? Srogol (sundaice) ex Koord., l. c.

Arbor; folium (1 tantum basi mutilatum suppetebat) abrupte pinnatum; foliola 4 (quorum 2 tantum obvia), alterna, longius inter se distantia, ex obovato-oblongo subcuneata, apice obtusa? (mutilata), basi subacuta petiolulis brevibus insidentia, integerrima, membranaceo-chartacea, nervis lateralibus utrinque 8—9 remotiusculis oblique adscendentibus apiceque procurvis, glabra nec nisi pilis singulis (solidis, basi tantum cavis) flexuoso-curvatis adspersa pilorumque decisorum cicatricibus cellulis plerumque 6 minoribus cinctis et cellularum staurenchymatis fasciculo tanninigero suffultis supra (sparsimque subtus) notata, supra nitidula subfusca, subtus (sub lente sat forti) maculis papillosis parvis quidem sed innumeris approximatis subincanis notata, inde opaca, impunctata (cellulis secretoriis nullis), venis non nisi majoribus per diachyma transmissis, epidermidis paginae superioris et inferioris cellulis omnibus (papilligeris vero et venas obtegentibus parum) mucigeris; petiolus rhachisque teretiuscula; flores — (non visi, nec fructus).

Folia sat magna, 30 cm (et ultra?) longa, rhachi 11—centimetrali, interjugis 3—5 cm longis; foliola ad 20 cm longa, 8 cm lata.

In Java occidentali: Koorders n. 38975β! (provincia Preanger, Soekaboemi, Tjisalak, alt. 650 m, m. Aug. 1901, steril.; Hb. Bogor.).

Obs. A reliquis generis speciebus recedit foliolis subtus nec totis papillosis, nec ut in N. lappaceo maculis parvis laevibus in pagina ceterum papillosa notatis, potius maculis papillosis in superficie ceterum laevi insignitis. An affine N. lappaceo L. ?.

Zum Nachweis negativer Drucke im Gefäßwasser bewurzelter Holzgewächse.

Von **O. Renner.**

Mit 2 Abbildungen im Text.

Daß frische Schnittflächen, die man an den oberirdischen Teilen bewurzelter Pflanzen anbringt, dargebotenes Wasser zu Zeiten kräftiger Transpiration rasch aufsaugen, ist seit Hales bekannt. Die direkte Messung der hierbei wirksamen Saugkraft mit Hilfe von Quecksilbermanometern scheitert an dem nicht zu vermeidenden Luftaustritt aus der Schnittfläche. Ich habe deshalb zu dem Verfahren gegriffen, das ich früher[1]) bei abgeschnittenen Pflanzenteilen angewendet habe, nämlich zu dem Vergleich der Saugwirkung der Pflanze mit der Saugwirkung einer Wasserstrahlluftpumpe; aus der leicht zu ermittelnden Menge des aufgenommenen Wassers wird auf den Druckunterschied geschlossen, der zwischen der unter Atmosphärendruck stehenden Schnittfläche und gewissen von der Schnittfläche entfernten Punkten im Inneren der Achse besteht.

Zur Messung der Wasseraufnahme wurden einfache, leichte, an die Zweige anzuhängende Potetometer verwendet (Fig. 1 und 2), die aus folgenden Stücken bestehen: einer 6 cm langen und 2 cm weiten Glasröhre, einem doppelt durchbohrten und auf die eine Durchbohrung hin glatt aufgeschnittenen Kautschukstopfen, einem gläsernen Hahnstück, einem zweiten einfach durchbohrten Kautschukstopfen, einer dreimal rechtwinklig gebogenen Glaskapillare mit kurzem Gummischlauchstück, einer zweiten einmal gebogenen Kapillare mit angeklebter Millimeterskala[2]).

Ein Internodium des ausgesuchten Zweiges wird durch den Schlitz in die eine Bohrung des ersten Stopfens eingeführt, und zwar wird das

1) Renner, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora 1911, Bd. 103, S. 171. — Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. 1. Der Druck in den Leitungsbahnen von Freilandpflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1912, Bd. 30, S. 576. — 3. Zur Methodik der Messung der Saugkraft. Ebenda 1918, Bd. 36, S. 172.

2) Die Kapillare aus einem Stück zu fertigen hätte gewisse Nachteile.

Internodium so gewählt, daß es die Bohrung genau ausfüllt; das schmale Ende des Stopfens zeigt gegen die Zweigspitze. Die weite Glasröhre wird vom Gipfel her über den Zweig geschoben, wenn nötig nach Entfernung der Blattspreiten, und so fest auf den Stopfen aufgesetzt, daß der Schlitz wasser- und luftdicht verschlossen wird und der Zweig sich in der Bohrung ohne Gewaltanwendung nicht verschieben läßt. Das Hahnstück wird mit geschlossenem Hahn in die zweite Bohrung des Stopfens gesteckt. Jetzt wird die Röhre, mit dem Stopfen nach unten, senkrecht gehalten und mit Wasser gefüllt, der Zweig in der Röhre unter Wasser mit einem scharfen Messer abgeschnitten, durch Öffnen des Hahnes das Hahnstück bis zum Ende mit Wasser gefüllt, das sich in der engen Hahnröhre kapillar hält, die weite Röhre bis zum Rand aufgefüllt, der zweite Stopfen samt der dreimal gebogenen Kapillare in die wassergefüllte Röhre eingesetzt und zuletzt die Kapillare mit der Skala angehängt. Beim Einsetzen des Stopfens füllt sich die Kapillare bis zum Gummischlauch mit Wasser; der Skalenteil der Kapillare wird durch Öffnen des Hahns bis zum Ende der Skala mit Wasser gefüllt, und nun kann mit der Ablesung begonnen werden. Sollen bei kräftiger Saugung die Ablesungen längere Zeit fortgesetzt werden, so wird auf die enge Hahnröhre, die auch zum Anbinden des der Gefahr der Knickung ausgesetzten Pflanzenteils dienen kann, als Wasserbehälter ein weiteres Ansatzstück gesetzt, das von oben her mit Hilfe einer Pipette gefüllt werden kann; aus dem Hahnstück darf natürlich nicht so viel Wasser in die Kapillare abgelassen werden, daß Luft unterhalb des Hahns

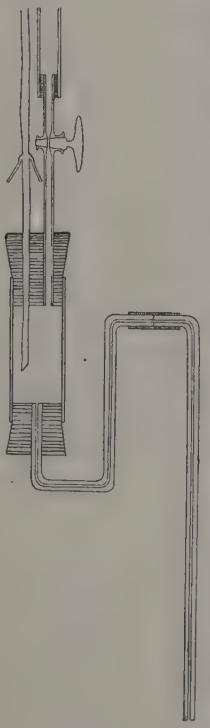


Fig. 1.

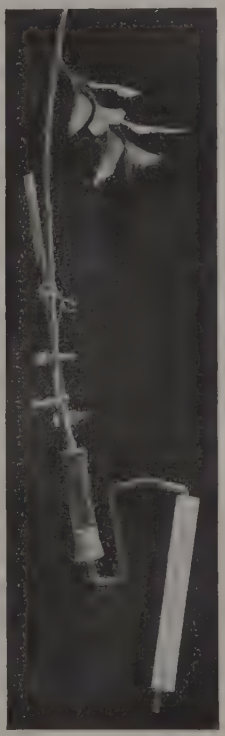


Fig. 2.

erscheint. Es ist auch gar nicht schwer, das Eindringen von Luft in den Potetometerraum beim Füllen und späterhin zu verhindern, wenn nur der Zweig genau in die Bohrung paßt. Vor allem darf die Schnittfläche keinen Augenblick mit Luft in Berührung kommen. Sollen Zweigspitzen mitsamt den Blättern ins Potetometer eingeschlossen werden, so wird eine längere und, wenn nötig, auch weitere Röhre verwendet.

Ein unter Wasser abgeschnittener Zweig saugt aus einem solchen Potetometer im Sommer immer mächtig. Aber zur Messung der Saugkraft ist die bis jetzt beschriebene Versuchsanstellung noch nicht geeignet. Wir müssen in der Nähe der Schnittfläche einen lokal begrenzten Filtrationswiderstand einführen, in dessen Überwindung die Saugkraft des Zweiges sich fast erschöpft, etwa durch scharfes Klemmen oder durch mehrfaches Einkerben. Von der Schnittfläche bis zur Klemme herrscht dann so gut wie gleicher Druck in den Leitbahnen des Zweiges, nämlich der Druck der Atmosphäre, jenseits der Klemme setzt der volle Unterdruck der Gefäße an, und innerhalb der geklemmten Zone — oder zwischen den Kerben — nimmt der Druck in steilem Gefälle ab. Schneiden wir nun den Zweig eine kurze Strecke unter der blockierten Stelle ab und lassen an der neuen Schnittfläche die Pumpe saugen, so dürfen wir in dem Verhältnis der aufgenommenen und das ganze kurze Zweigstück mit gleichmäßiger Geschwindigkeit durchströmenden Wassermengen das Verhältnis der Saugkräfte sehen, unter der Voraussetzung, daß der wirksame Querschnitt der Leitbahnen für die Pumpe derselbe ist wie für den festsitzenden Zweig. Ausgiebig genug für unsere Zwecke ist der künstlich hergestellte Widerstand nur dann, wenn er zu einer beträchtlichen Verminderung der Wasseraufnahme führt. Es wurde deshalb bei den ersten Versuchen zuerst die Saugung des nicht blockierten Zweiges für kurze Zeit beobachtet und darauf erst der Widerstand eingeführt. Diese Verzögerung ist deshalb ungünstig, weil die Wasseraufnahme rasch abnimmt, zunächst wahrscheinlich nicht etwa infolge von Verstopfung, sondern weil mit dem Fortschreiten der Sättigungswelle im Zweig das für den Einstrom an der Schnittfläche maßgebende Druckgefälle an Steilheit verliert, und zwar um so rascher, je mehr Wasser in der Zeiteinheit aufgenommen wird. Nachdem einmal bekannt war, wie außerordentlich stark die Saugung ohne Klemme zu sein pflegt und wie hoch sie auch nach der Klemmung noch ausfällt, wurde meistens auf die Beobachtung des nicht blockierten Zweiges verzichtet und der Widerstand unmittelbar nach der Fertigstellung des Apparates angebracht. Das Fertigmachen vom Abschneiden an bis zur Füllung der Kapillare beansprucht etwa 2 Minuten. Die

metallenen Klemmen, gewöhnlich zwei im Abstand von 3—5 cm und um einen rechten Winkel gegeneinander gedreht, wurden schon vor dem Abschneiden leicht an den Zweig angelegt, so daß sie dann nur noch angezogen zu werden brauchten, wenn der Apparat ablesefertig war. Gewöhnlich ist zur gewünschten Verminderung der Saugung das Anziehen mit einer Zange nötig. Ergaben die ersten Ablesungen nach dem Klemmen, daß der Widerstand noch nicht hoch genug war — mehr als 50 mm Saugung in der Minute wurden gewöhnlich nicht geduldet —, so wurde schärfer geklemmt, war die Saugung gar zu weit herabgedrückt, so wurden die Klemmen gelockert.

Weniger häufig als das Klemmen wurde bei holzigen Zweigen doppeltes Einkerben angewendet. Die Kerben wurden im Abstand von 3—4 cm von entgegengesetzten Seiten her bis zur Mitte des Zweiges geführt. Bei krautigen Stengeln und Blattstielen ist nur das Klemmen anwendbar. Vor dem Abschneiden der Zweigspitze bzw. der Lamina läßt sich das Klemmen oder Kerben nicht ausführen, weil das Objekt an den verwundeten Stellen bei dem unvermeidlichen Biegen, das die Montierung des Apparates mit sich bringt, zu leicht geknickt oder gar gebrochen würde. Am seltensten wurden die beiden obersten Blätter eines Zweiges durch Abschneiden der Lamina in die Lage versetzt Wasser aufzunehmen und auf die Anbringung eines anderen Widerstandes verzichtet; oder eine alte vertrocknete Schnittfläche des Zweiges diente dem Wasser als Zugang zu den Leitbahnen.

Nach wenigen Minuten wurde dann der Pflanzenteil 8—10 cm unter dem Widerstand, also gewöhnlich unter der zweiten Klemme, abgeschnitten, worauf die Saugung sich augenblicklich sehr weit verminderte oder fast stillstand, mitsamt dem kleinen Potetometer ins Laboratorium gebracht und die Luftpumpe angeschlossen.

In welcher Weise die Saugung des Organs mit der der Pumpe in Beziehung zu setzen ist, wenn die Saugkraft der Pflanze berechnet werden soll, die Frage ist noch nicht befriedigend gelöst. Ich habe früher die Saugung des Stumpfs von der Bruttosaugung der Pumpe und des Organs abgezogen. Daß dabei mitunter unmöglich hohe Werte herauskommen (1918, S. 177), ist nicht zu bestreiten, und die Kritik Nordhausens[1]) hat mich davon überzeugt, daß der Fehler bei diesem

1) Nordhausen, Weitere Beiträge zum Saftsteigeproblem. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921, Bd. 60, S. 307. — Zu einer Antikritik ist hier nicht der Ort. Nur eine Berichtigung: selbstverständlich habe ich die Versuche mit Cyrtanthera nicht im Palmenhaus ausgeführt, wie N. (S. 348) meint, sondern im Laboratorium; auch waren die Zweige nicht gekerbt, sondern geklemmt, wie mehrmals zu lesen. — Nach der neuen Berechnungsweise ergeben sich Werte von 4,5—4,8 Atm.

Nr.	Name der Pflanze	Datum	Witterung	Art des Widerstandes	Saugung in mm der Kapillaren in 1′ ohne Widerst.	mit Widerstand	abgeschnitt.	mit Pumpe	Saugkraft in Atm.
1	Acer saccharinum	10. 6. 15	heiß, sonnig	doppelt geklemmt	—	26	3	5,7	4,1
2	do.	14. 6. 15	warm, sonnig	dgl.	—	20	2,5	4	4,5
3	„	14. 6. 15	dgl.	„	—	24	1,4	3,6	6,2
4	„	18. 8. 15	trüb, kühl,	„	72	44	2	32	1,3
5	„	18. 8. 15	nach viel Regen	„	114	27,5	1,5	19,5	1,3
6	Aesculus hipp.	10. 6. 15	heiß, sonnig	einfach geklemmt	—	13,5	1	3,5	3,5
7	do.	14. 6. 15	warm, sonnig	dgl.	—	14	2	3,5	3,6
8	Betula alba	24. 8. 12	sonnig, nach viel Regen	„	—	11	—	5	2
9	do.	24. 8. 12	dgl.	„	—	50	0,5	15	3
10	„	25. 8. 12	„	„	—	86	—	43	1,8
11	„	25. 8. 12	„	„	—	153	—	61	2,1
12	„	25. 8. 12	„	„	—	54	—	23	2,1
13	„	28. 8. 12	kühl, regnerisch	„	—	42	—	22	1,7
14	„	4. 9. 12	dgl.	dopp. gekerbt	—	2,5	—	1	2,2
15	Betula lutea	22. 6. 15	warm, sonnig	doppelt geklemmt	—	17	2	4,5	3,4
16	Betula pubescens	22. 6. 15	dgl.	dgl.	—	37	2	6,3	5,3
17	Carpinus betulus	22. 6. 15	„	„	—	8	1	2	3,6
18	Forsythia suspensa	18. 8. 12	sonnig, nach viel Regen	alte Schnittfläche	—	23	2	5	4,1
19	do.	8. 6. 15	heiß, sonnig	dopp. gekerbt	—	9	3	3,5	2,3
20	„	8. 6. 15	dgl.	dgl.	—	20	1,5	3	6
21	„	10. 6. 15	„	doppelt geklemmt	—	60	2,5	6	9
22	„	10. 6. 15	„	dgl.	—	77	3	8,5	8,1
23	„	18 8 15	regnerisch, n. viel Regen	„	27	12	1	5,5	2
24	„	18. 8. 15	dgl.	„	22	13,5	1	7	1,7
25	„	18. 6. 19	heiß, sonnig	„	140	34—26	1,5	4,5	7,2—5,3
26	„	18. 6. 19	dgl.	„	—	46—39	2	9	4,6—3,9
27	„	19. 6. 19	„	„	—	23—20	1,5	3	6,9—6,0
28	„	19. 6. 19	„	„	—	27—20	1,8	3,5	6,9—5,4
29	Lycium barbarum	24. 8. 12	sonnig, nach viel Regen	einfach geklemmt	—	51	1	10	4,6
30	Robinia pseudacacia	14. 9. 15	sonnig	doppelt geklemmt	180	66	—	16	3,7
31	do.	14. 9. 15	„	dgl., geknickter Ast	—	18	2	3,5	4,6
32	Salix alba	12. 6. 15	heiß, sonnig	einfach geklemmt	—	17	2	3	5,1
33	do.	14. 6. 15	warm, sonnig	dgl.	—	14	2	4,5	2,8
34	„	14. 6. 15	dgl.	„	—	35	2,5	7	4,5
35	Salix caprea	10. 3. 13	„	„	—	3	—	4	0,7
36	do.	10. 3. 13	„	„	13,5	7,5	—	6	1,1
37	„	10. 3. 13	„	„	34	12	—	16	0,6
38	Salix fragilis	10. 3. 13	„	„	19,5	5	—	14	0,4
39	Syringa vulgaris	18. 8. 12	sonnig, nach viel Regen	alte Schnittfläche	—	30	1,5	10	2,7

Fortsetzung.

Nr.	Name der Pflanze	Datum	Witterung	Art des Widerstandes	Saugung in mm der Kapillare in 1'				Saugkraft in Atm.
					ohne Widerst.	mit Widerstand	abgeschnitt.	mit Pumpe	
40	Syringa vulgaris	20. 8. 12	regnerisch	dopp. gekerbt	107	29	1	11	2,4
41	do.	4. 9. 12	„	dgl.	—	3	—	0,5	5,4
42	„	9. 9. 12	„	einfach geklemmt	17	13,5	1	8,5	1,4
43	„	10. 9. 12	„	dgl.	35	25	—	12,5	1,8
44	„	10. 9. 12	„	„	54	46	—	18	2,3
45	„	10. 9. 12	„	2 Blätter ohne Lamina	—	14	—	4	3,2
46	„	10. 3. 13		einfach geklemmt	21	19	—	23	0,7
47	„	10. 3. 13		dgl.	23	22	—	22	0,9
48	Taxus bacata	21. 7. 15	bedeckt	dopp. gekerbt	—	49	1,4	9,2	4,8

Abzugverfahren größer ausfällt, als wenn die Nachsaugung des Stumpfs vernachlässigt und die Bruttosaugung der Pumpe mit der Blattsaugung verglichen wird. Daß unter gewissen Bedingungen wenigstens ein Teil der Eigensaugung des Stumpfs abzugsfähig ist, glaube ich jetzt noch, aber die Bestimmung dieses Teils ist schwierig, und im allgemeinen dürfte er klein sein. Denn eine Schülerin von mir, Frl. Mißbach, hat ermittelt, daß die ohne Abzug der Stumpfsaugung errechneten Saugkraftgrößen meistens ziemlich gut mit den Saugkraftwerten übereinstimmen, die in der Epidermis der saugenden Blätter nach dem plasmolytischen Verfahren von Ursprung und Blum gefunden werden.

In der vorstehenden Tabelle sind die Ergebnisse der am zuverlässigsten erscheinenden Versuche zusammengestellt. Fast durchweg wurden zwei-, seltener einjährige Zweige verwendet, nur bei Aesculus hippocastanum wurde das Potetometer an den Stiel starker Blätter angesetzt. Die Versuche 1—5, 8—14, 19—28, 31—33 wurden je an verschiedenen Zweigen desselben Individuums ausgeführt. Die lichte Weite der Kapillaren betrug etwas über 1 mm. Die Saugkraft der Pumpe wurde überall zu 0,9 Atm. angesetzt; das Quecksilbermanometer zeigte zwischen 67 und 70 cm Hg. Die im letzten Stab der Tabelle verzeichnete Saugkraft des Objekts ist z. B. für Nr. 1 berechnet aus $\frac{26}{5,7} \cdot 0,9 = 4,1$ Atmosphären.

Die Tabelle läßt ersehen: 1. Versuche, denen verschiedene Zweige desselben Individuums am selben Tag (und ungefähr zur selben Tageszeit) unterworfen werden, liefern meist ähnliche Werte für die Saug-

kraft. 2. Versuche, die an einem Individuum bei sehr verschiedener Witterung angestellt werden, liefern sehr verschiedene Werte (Acer, Forsythia). 3. Die höchsten Werte sind bei heißem trockenem Sommerwetter gefunden, die niedrigsten im Frühjahr vor dem Austreiben der Blätter; Blutungsdruck war zufällig nie vorhanden.

Wieweit die berechneten Saugkraftwerte — im Maximum 9 Atm., bei Forsythia, Versuch 21 — auf Zuverlässigkeit Anspruch machen können, muß die weitere Prüfung der Methode zu entscheiden versuchen. Ein ziemlich sicherer Prüfstein scheint mir der Vergleich mit dem Turgeszenzzustand der maßgebenden Zellen im Blatt, wie oben angedeutet.

Beschuppte Laubknospen in den immerfeuchten Tropenwäldern Javas.

Von **Thekla R. Resvoll.**

Mit 6 Abbildungen im Text.

In den kalten und temperierten Zonen, wo das Jahr in Sommer und Winter geteilt ist, haben die meisten Baumgewächse beschuppte Knospen im Winter. Auch in jenen Erdteilen, die eine jährliche ausgeprägte Trockenperiode haben, sind die Knospen deutlich geschützt. In beiden Fällen werden die Bäume in den Ruhezustand gezwungen während der ungünstigen Periode und schützen dann ihre jungen Anlagen in effektiver Weise. Die Knospenhülle wird als Schutz gegen schädliche Einflüsse der Umgebung aufgefaßt, besonders gegen Wasserverlust durch Transpiration. Der Bau der Knospenhülle scheint auch diese Auffassung wahrscheinlich zu machen.

Über die Ruheknospen in Gegenden mit periodisch ungünstigen Lebensverhältnissen für die Pflanzenwelt ist eine große Literatur vorhanden. Durch die Untersuchungen Göbels[1]) ist die Natur der Knospenschuppen, ihre Bildung aus verschiedenen Teilen der jungen Blattanlagen klargelegt worden.

Über die erste Anlage und weitere Entwicklung der Knospen in Beziehung zum tragenden Jahrestrieb haben Albert[2]) und Th. R. Resvoll[3]) spezielle Untersuchungen angestellt. Die letztgenannte Abhandlung gibt als Resultat, daß die Anlage der Knospen bei den norwegischen Salix-Arten in engster Verbindung mit der Länge der Vegetationszeit steht. Die rein arktischen Arten setzen ihre Knospen bedeutend früher an als diejenigen, die unter günstigerer Sommerlänge leben. Als Beispiel sei hier angeführt: Die arktische Art Salix reticulata zeigt ihre ersten Knospenansätze schon $2^1/_2$ Jahr vor dem

1) Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztschr., Jahrg. 1880, S. 753, 769, 785, 801, 817, 833.

2) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knospen einiger Laubhölzer. Forstl.-naturw. Zeitschr. 3, 1894.

3) Über die Winterknospen der norwegischen Gebirgsweiden. Nyt. Mag. f. Naturvidensk. B. 47, Christiania 1909.

Entfalten derselben. Die Ansätze sind in zwei Knospengenerationen eingeschlossen. Salix caprea dagegen, die als Bewohner des Tieflandes auftritt und deshalb einen bedeutend längeren Sommer hat, zeigt die ersten Knospenansätze erst ungefähr 1 Jahr vor deren Entfaltung. Arten wie S. reticulata verteilen die Entwicklung ihrer Triebe auf mehr als zwei Sommer. Für die Arten in günstigeren Gegenden ist ein Sommer genügend.

Die wesentliche Literatur beschäftigt sich indessen mit dem Bau der knospenschützenden Organe. Als ein sehr effektiver Schutz für die jungen Ansätze treten die Knospenschuppen hervor. Sie sind in verschiedener Anzahl vorhanden, bei einigen Gattungen, z. B. Salix, ist nur eine Schuppe da, die meisten besitzen jedoch eine größere Anzahl, Fagus und Quercus beispielsweise bis mehr als 20, und unter den Coniferen, die überhaupt die meisten Schuppen aufweisen, können dieselben zu Hunderten gezählt werden. Wenn man die Knospenschuppen als speziellen Schutz gegen schädliche Transpiration auffaßt, so erscheint es nicht als Zufälligkeit, daß die meisten Schuppen eben bei solchen Gattungen vorkommen, welche wintergrün in temperierten, kühlen Klimaten auftreten, wo die im Winter erfrorene Erde den Wurzeln nur sehr wenig Feuchtigkeit abgibt, während gleichzeitig die Transpiration der oberirdischen Organe nicht aufhört.

Den härtesten Verhältnissen sind jedoch diejenigen Salix-Arten unterworfen, welche die äußersten Vorposten gegen das Eismeer repräsentieren. Es sind dies die kleinen Salix-Arten, die nur eine einzige Knospenschuppe besitzen. Dieses scheint nicht mit dem oben Gesagten übereinzustimmen. Hierzu ist indessen zu bemerken, daß nicht nur die Anzahl der Schuppen, sondern auch die Weise, in welcher sie miteinander verbunden sind, von Bedeutung für das Schutzvermögen ist. Bei den Salix-Arten ist nun die eine Schuppe mit ihren Rändern dicht zusammengewachsen und bildet eine ringsum geschlossene Mütze um die Knospe. Dazu kommt, daß diese Mütze bei jüngeren Knospen in weitem Abstand die inneren Organe umgibt, wodurch viel Luft den Zwischenraum ausfüllt, welche dann wegen ihrer Abgesondertheit von der äußeren Luft als transpirationshemmend wirkt. Auch in anatomischer Hinsicht sind die Knospenschuppen der Salices in ihrer Bedeutung als schützendes Organ ausgeprägt, und zwar durch die außerordentlich festen und dicken Außenwände der Epidermis.

Im großen ganzen sind die Knospenschuppen der Holzgewächse temperierter Gegenden als Schutzorgane charakterisiert. Die einzelnen Schuppen sind meist dachziegelförmig aneinander gefügt, und bisweilen

haben die Knospen einen Harzüberzug, der einen festen Verschluß der Schuppen bewerkstelligt (Roßkastanie). Sonst ist die Epidermis oft dickwandig, es fehlt ihr an Spaltöffnungen, und sie ist häufig mit einer dicken Kutikula versehen. Sie kann mit wollener Haarbekleidung, Wachsausscheidung o. a. ausgestattet sein. Peridermbildung ist dazu keine seltene Erscheinung (Ailanthus glandulosa z. B).

Was die übrigen Teile der Schuppen betrifft, so hat das Grundgewebe oft einen festen Bau, indem die Zellen gewöhnlich dickwandig sind. Oft treten Mengen von Sklerenchymelementen auf, und solche können sogar das ganze Grundgewebe ausmachen (wie bei Fagus). In anderen Fällen ist das Grundgewebe lakunös mit großen Luftlücken, deren Bildung zum Teil mit dem Vorhandensein von Kristalldrüsen in verhältnismäßig dünnwandigen Zellen in Verbindung steht.

Über die Laubknospen der Bäume in tropischen Gegenden mit ausgeprägt periodischen Trockenzeiten sagt Schimper[1]), daß dieselben „mit einer ebenso starken oder noch stärkeren, schützenden Schuppenhülle versehen sind, als bei den Bäumen der temperierten Zonen".

Daß diejenigen Baumgewächse, die jedes Jahr periodisch ruhen, sei es wegen niedriger Temperatur oder wegen Trockenheit, ihre Knospen während der ungünstigen Periode schützen, scheint natürlich und leicht erklärlich. Weniger verständlich ist die Tatsache, daß auch in den immerfeuchten tropischen Gebieten ein Knospenschutz nicht ganz überflüssig zu sein scheint. Hier muß indessen in Betracht gezogen werden, daß in dem Niveau, wo die hohen tropischen Bäume ihre wesentlichen Zweige mit Laubwerk und Knospen ausbreiten, mehrere Faktoren des Klimas einwirken können, und zwar zum Teil in schädlicher Weise. In erster Linie sind dies das starke Licht und der oft sehr heftige Wind. Diese Faktoren wirken beide dahin, die Transpirationstätigkeit zu erhöhen, dazu wirkt der Wind auch sicherlich in mechanischer Hinsicht schädlich, und besonders in dem hohen Luftniveau, wo ihm freies Spielraum gegeben ist. Wie der Wind kann auch der Regen in den Tropen außerordentlich heftig und stark sein.

Die Lebensbedingungen können folglich in dem höheren Luftniveau, wo die Laubkronen sich verzweigen, ganz andere sein als im Niveau des Waldbodens. An letzterer Stelle herrscht Gleichmäßigkeit, während höher oben große Schwankungen eintreten können.

---

1) Pflanzen-Geographie, S. 374. Illustrationen nach Warming (brasilian. Campos).

Als Beispiel einer Stelle mit immerfeuchtem Tropenklima (im Sinne Hanns) soll hier Tjibodas auf Java genannt werden. Hier hat v. Faber[1]) in dem Urwalde die Temperatur und Feuchtigkeit in den 2 Jahren 1912 und 1913 aufgezeichnet. Seine Tabelle ist unten abgedruckt.

1912 Monat	Lufttemperaturen in C°						Regenmenge in mm		Mittlere relative Feuchtigkeit der Luft in %	
	Mitteltemperatur		Mittleres Maximum		Mittleres Minimum					
	1912	1913	1912	1913	1912	1913	1912	1913	1912	1913
Januar . .	17,7	17,9	19,4	19	15,1	14	335	330	98	97
Februar .	18,3	17,8	19,6	19,8	15,2	15,6	340	296	97	97
März . .	17	17,4	20,2	19,4	15,8	15,4	378	335	96	97
April . .	18,5	17,2	21	20,2	14,8	15,2	322	386	97	96
Mai . . .	17,2	16,9	20,4	20,7	14,3	14,8	389	220	96	96
Juni . . .	18	17,3	20	21,2	14	14,5	298	156	95	96
Juli . . .	18,5	18,6	21,4	21	14,5	14,2	312	95	96	94
August . .	17,8	17	20,4	21,3	13,7	14,1	298	196	93	92
September .	18,9	18,4	20,2	20,4	13,5	13,6	276	296	94	94
Oktober .	17,4	18	19,4	20,2	14,3	13,8	256	277	96	95
November .	18,2	18,4	20,1	20	14,2	14,4	370	340	96	97
Dezember .	18,4	17,8	20,2	19,6	13	14,6	398	350	98	97

Die Aufzeichnungen gelten für das untere Niveau des Urwaldes, nahe am Boden, wo die krautigen Pflanzen wachsen. Die außerordentliche Gleichmäßigkeit des Klimas geht aus der Tabelle deutlich hervor. Wie dieselben Klimafaktoren sich in den höheren Luftschichten des Urwaldes verhalten, ist leider nicht bekannt. Doch darf man annehmen, daß sie größeren Schwankungen unterworfen sind, von Wind, Regen und Licht beeinflußt.

Über die Natur der Knospen in den immerfeuchten Tropengebieten ist nur wenig Literatur vorhanden. Bekannt ist die Arbeit von Treub: Iets over knopbedekking in de tropen[2]). Wie dieser Verfasser zeigt, scheint ein Schutz der Knospen auch nicht in denjenigen Gegenden, welche niemals einer anhaltenden Trockenheit ausgesetzt sind, ganz überflüssig zu sein, doch kann die Art der Beschützung eine viel einfachere sein, als in Gegenden mit periodisch ungünstigeren Jahreszeiten. Als Beispiele von Knospenschutz in den immerfeuchten Tropen werden Wormia ochreata und Leea sundaica genannt, wo zwei Flügel unten am Blattstiele die einzige Bedeckung der Knospen bilden. Bei anderen Bäumen (Tabernaemontana, Lactaria, Chilocarpus) wird der Schutz der Knospen durch die Schicht eines wachsartigen Stoffes bewerkstelligt, oder

1) Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. LVI.

2) In: Handelingen van het eerste Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres, gehouden te Amsterdam 1887, p. 130. Ref. im Bot. Zentralbl. 1888, S. 328.

die Schicht besteht (bei der letztgenannten Gattung) aus einer glänzenden, hochroten Substanz, Siegellacke ähnlich. „Viele Arten der Beschützung der Blattknospen tropischer Pflanzen, welche gerade durch ihre Einfachheit merkwürdig sind, blieben uns bisher unbekannt“[1]).

Schimper hat im botanischen Garten zu Buitenzorg kleine behaarte, aber sonst unbedeckte Knospen bei einer großen Anzahl Holzpflanzen beobachtet.

Beschuppte Knospen scheinen für immerfeuchte Tropengegenden nicht in der Literatur erwähnt zu sein.

Ich habe mir indessen die Frage gestellt: Wie ist es in dieser Beziehung mit denjenigen Arten, deren Gattung sowohl in den feuchttropischen, als in den temperierten Ländern vorkommen und in den letzteren durch Bäume mit beschuppten Knospen vertreten sind? Eine solche Gattung ist Quercus, welche sowohl aus temperierten als tropischen, aus winterruhenden, aber auch aus immergrünen Arten besteht. Unter den 300 Arten, von denen die meisten in temperierten Ländern zu Hause sind, und zwar in Nordamerika, Europa und Westasien, sind gegen 25 Arten in Java verbreitet, und einige von ihnen bilden dort einen Bestandteil der immergrünen, sehr feuchten Bergwälder. Zu den temperierten, nur sommergrünen Arten zählt Quercus robur, die in Europa große Verbreitung hat und gegen Norden ungefähr bis zum 60. Breitegrad (Norwegen) reicht.

Als Repräsentanten für denjenigen Teil der Gattung, welche in Javas immerfeuchtem Klima verbreitet ist, habe ich im folgenden die unten beschriebenen Arten gewählt.

Die Arbeit wurde während eines kurzen Aufenthaltes Ende 1923 im Laboratorium des botanischen Gartens in Buitenzorg angefangen. Das Material stammt aus dem Garten, ein Teil desselben wurde mir nach meiner Abreise aus Tjibodas, Java, nachgesandt.

Es ist mir ein Bedürfnis, hiermit dem Vorsteher des Laboratoriums, Herrn Dr. von Faber, sowie auch dem Direktor des botanischen Gartens, Herrn Dr. D. van Leeuwen, meinen herzlichsten Dank auszudrücken für die große Liebenswürdigkeit und das Interesse für meine Arbeit, die mir während meines Aufenthaltes in dem herrlichen Lande erwiesen wurde.

A. Quercus robur L.

Untersucht sind Knospen dieser Art aus Kristiania, Norwegen während des Nachwinters und Frühlings 1924.

1) Zitat nach dem Referate.

Quercus robur ist im Besitz sehr dicht geschlossener Knospen, die mit fünf Reihen von Knospenschuppen bedeckt sind (Fig. 1). Die Anzahl der Schuppen kann bis mehr als 20 steigen. Die äußeren, gewölbten Schuppen sind klein, bräunen sich und verwelken, um abzufallen, wenn die Knospen vor der Öffnung schwellen. Die inneren strecken sich eine Zeitlang mit dem Schwellen der Knospen im Frühling und bilden dann eine grüne Hülle um die Knospe (Fig. 1 B). Die Schuppen sind randhaarig, besonders die inneren, was auch dazu beiträgt, den Verschluß dicht zu machen. Die Haare sind einzellig und kommen nur sehr zerstreut auf der äußeren Fläche vor.

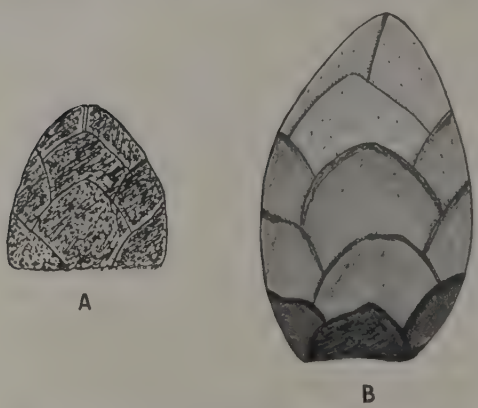


Fig. 1. Quercus robur L. A Endknospe, 4. April 1924; B Endknospe, in Streckung sich befindend, 17. Mai 1924. Einige der inneren Schuppen an der Spitze der Knospe zum Vorschein gekommen.

In bezug auf den inneren Bau zeichnen sich die Knospenschuppen dieser Art aus durch dicke Zellenwände in der äußeren Epidermis. Das Grundgewebe ist im unteren Teil der Schuppe parenchymatisch, mit wenigen Sklerenchymzellen, die in dem äußeren Teil der Schuppe verstreut vorkommen. Von der Basis der Schuppe bis zur Spitze derselben nimmt das Parenchym in Menge ab, während gleichzeitig die Sklerenchymzellen an Zahl zunehmen, bis endlich in der Spitze selbst diese Zellen den Raum ganz für sich erobert haben [Areschoug[1]), Schumann[2])]. Eine Menge von Kristallen (Calciumoxalat) treten im inneren Teil der Schuppen auf. Diese anatomische Eigenschaft macht die Schuppen fest und hart, so daß sie einen schützenden Panzer um die jungen zarten Organe der Knospe bilden.

B. Tropische, immergrüne Arten.

Man könnte annehmen, daß diejenigen Arten, welche in immerfeuchten, tropischen Gegenden zu Hause sind, keine Ähnlichkeit mit

1) F. W. C. Areschoug, Växtanatom. undersökn. II. Lunds Univ. Årsskrift, Tom. VII, 1870.

2) C. R. G. Schumann, Anatomische Studien über die Knospenschuppen. Bibliotheca botanica, Cassel 1889.

den sommergrünen Arten der temperierten Gegenden in bezug auf die Knospenhülle zeigten. Ein Vergleich wird indessen überraschen, insofern als auch bei den tropischen Arten beschuppte Knospen zu finden sind.

Quercus pseudo-molucca Bl.

Die Art ist in Java endemisch und kommt in West- und Mittel-Java vor in Höhen zwischen 1200 und 1600 m ü. M. Mein Material von dieser Art stammt aus Tjibodas 1500 m ü. M. und ist am 25. Januar 1924 eingesammelt worden.

Wie aus der Abbildung (Fig. 2) hervorgeht, sind die Knospen deutlich beschuppt, und die Schuppen schließen ziemlich dicht aneinander an. Diese sind auch in größerer Anzahl vorhanden, in der abgebildeten Knospe waren 14. Die Schuppen sind sehr dick und fest. Ein anatomischer Querschnitt durch den mittleren Teil der Schuppe zeigt viele, ungefähr 25, Zellagen zwischen den beiden Epidermen. Der Mitte entlang befinden sich die Leitungsstränge, welche besonders an ihrer nach außen gekehrten Seite mit einem mächtigen Belege von Sklerenchymfasern bekleidet sind. Zwischen den Strängen zieht sich ein parenchymatisches Gewebe hin, welches aus kristallführenden Zellen, teils aus stärkeführenden, besteht. Sowohl außerhalb als innerhalb der Gefäßstränge werden die Zellen mehr dickwandig und kollenchymähnlich verdickt, führen aber fortwährend Stärke, besonders auf der Außenseite. Die Epidermis ist kleinzellig; die äußeren Epidermiszellen haben dicke Außenwände.

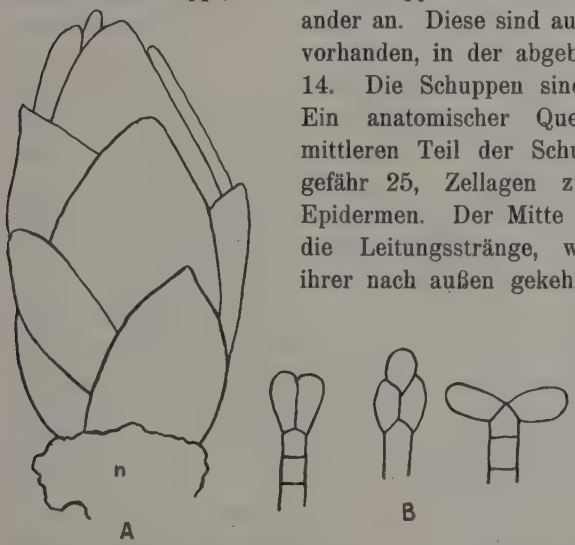


Fig. 2. Quercus pseudo-molucca. A obere Seitenknospe, *n* Narbe nach der entfernten abgestorbenen Endknospe; B Haare.

Sehr eigentümliche Haare gehen von der Epidermis aus. Sie müssen eine Art von Drüsenhaaren sein. Leider habe ich aber keine Gelegenheit gehabt, diese im lebenden Zustand zu studieren, da mein Material von Qu. ps.-molucca ausschließlich Spiritusmaterial war. Die Haare sind gestielt, mit kurzem oder längerem Stiel, der aus einer

einzigen oder mehreren Zellen besteht. In letzterem Falle gehen von der obersten Zelle des Stieles andere Zellen aus (2—3—4 sind beobachtet worden), die gleichsam wie eine Krone der Spitze des Stieles aufgesetzt sind.

Quercus pruinosa Bl.

Von West- bis Ost-Java 900—3000 m ü. M. im Regenwald und im Nebelwald sehr häufig (Koorders).

Mein Material (in Spiritus) stammt aus Tjibodas, 1500 m ü. M., 25. Januar 1924.

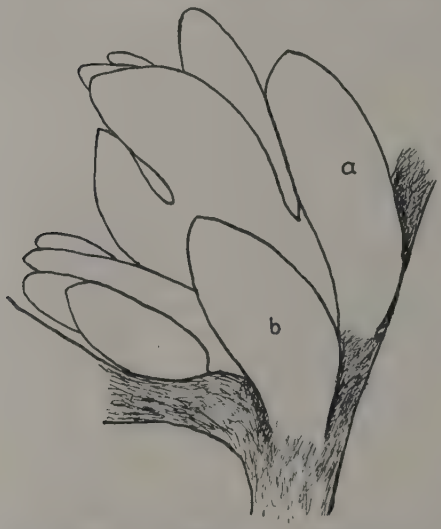


Fig. 3. Quercus pruinosa. Die Knospen in den zwei oberen Blattachseln. *a* Nebenblatt des obersten Blattes; *b* Nebenblatt des zweiten Blattes. Etwa 10fache Vergr.

Die dicht sammethaarigen jungen Zweige trugen in den obersten 1—4 Blattachseln Ruheknospen, von denen die zu oberst sitzende die größte war. Die Nebenblätter waren lange aufsitzend, in aufrechter Stellung. Weiter unten waren die Knospen in den Blattachseln sehr klein, meistens kaum bemerkbar für das unbewaffnete Auge.

Die Ruheknospen haben bei dieser Art einen losen Bau, die Schuppen schließen nicht dicht zusammen, und die Knospe bleibt deshalb offen an der Spitze. Doch sind die jungen Ansätze gut geschützt, indem die Schuppen mit langen Haaren außerordentlich dicht bekleidet sind, und zwar sowohl an der Innenseite als an der Außenseite. Diese Haare können eine Länge bis zur Größe des Querschnittes der Schuppe haben und sind einzellig. Auch die inneren jungen Ansätze sind mit denselben Haaren bekleidet.

Der innere Bau der Schuppe weicht in keiner wesentlichen Hinsicht von demjenigen des Quercus pseudo-moluccas ab, doch scheint der Bastbelag um den Gefäßbündeln zu fehlen.

Quercus pallida Bl.

Außerhalb Javas nicht bekannt. In West-Java sowohl im Regenwald wie in der physiologisch-trockenen alpinen Zone (Koorders).

Spiritus-Material aus Tjibodas 1700 m ü. M., 25. Januar 1924.

Die Art zeichnet sich in bezug auf die Knospen erstens dadurch aus, daß in jeder Blattachsel mehrere Knospen vorhanden sind, welche durch Verzweigung einer Hauptknospe zuerst entstanden sein müssen. Dieses läßt sich daraus erkennen, daß die unteren Schuppen kleine Knospen stützen, und eine größere Knospe ist dann gewöhnlich von einer Anzahl kleinerer Knospen umgeben (Fig. 4 A). Die Knospen sind deutlich beschuppt.

Die Knospenschuppen tragen auf beiden Seiten eigentümliche Haare, Schuppenhaaren ähnlich; die Zellen sind sehr dickwandig, von verschiedener Länge und sind in einer Anzahl von zwei bis mehreren, oft vier und

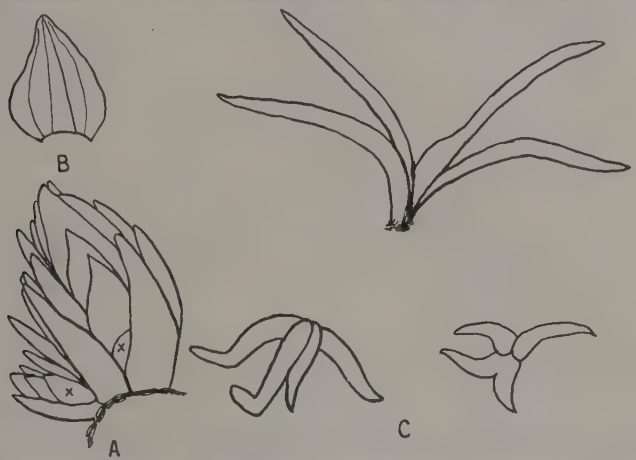


Fig. 4. Quercus pallida. A Eine der Knospen einer Blattachsel; × Knospen in Schuppenachseln. B Eine der äußersten Knospenschuppen. C Haare der Knospenschuppen.

fünf, mit ihrem Basalteil gegenseitig miteinander verwachsen (Fig. 4 C). Die Haare können auch einzellig sein. Die langen Haarzellen greifen ineinander und die Haare können dann sicher einen gewissen Schutz gewähren.

In anatomischer Beziehung wurde starker Sklerenchymbelag an der Außenseite der Leitbündel beobachtet und Stärkekörner in denjenigen Parenchymzellen, welche den Bündeln am nächsten liegen. Die Epidermiszellen der Außenseite haben stark kutikularisierte Außenwände, ungefähr halb so dick wie die Höhe der Zellen.

Quercus induta Bl.

Die Art ist außerhalb Javas nicht bekannt. Sie wächst in West- und Mittel-Java in Höhen von 400—1600 m. In den größeren Höhen bildet Qu. induta einen Bestandteil der immergrünen, hochstämmigen, konstant sehr feuchten Bergwälder.

Material aus dem botanischen Garten zu Buitenzorg, 28. Oktober 1923, und Tjibodas, 1600 m ü. M., 25. Januar 1924.

Wie aus Fig. 5 hervorgeht, hat der abgebildete Zweig sich dreimal im Ruhezustand befunden, und zwar als beschuppte Knospe. Der Zweig hatte dazu eine Endknospe, die indessen entfernt wurde, um näher studiert zu werden. Sie ist als B gezeichnet.

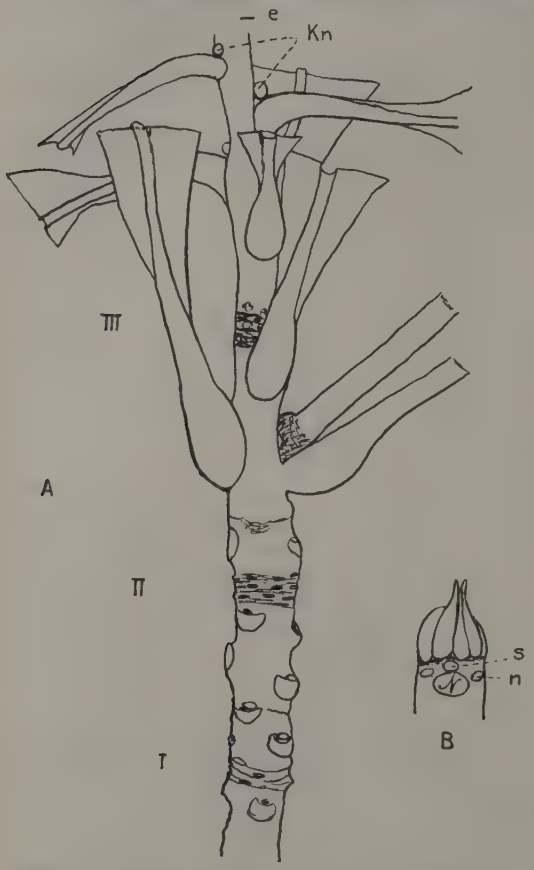


Fig. 5. Quercus induta. A Zweig, dessen Blattflächen weggeschnitten sind. *I, II, III* Knospennarben, *e* entfernte Endknospe, *Kn* Knospe. B Die junge Endknospe des A. *N* Blattnarbe, *n* Narben der Nebenblätter, *s* Seitenknospe. 28. Okt. 1923.

Die aus Buitenzorg stammenden Zweige hatten die Blätter aufsitzend bis zu Narbe *I*. Die untersten Blätter waren sehr fest und dunkelgrün und gaben beim Zusammenbiegen einen Laut wie dickes Papier. Oberhalb *III* saßen hellgrüne, weiche Blätter, alle von ungefähr derselben Größe. Sämtliche Blätter trugen Achselknospen — auch innerhalb der Knospenschuppen waren kleine Knospen vorhanden.

Die Knospen trugen mehrere Schuppen, doch schlossen diese bei weitem nicht so fest aneinander wie bei Qu. pseudo-molucca und der nachfolgenden Art.

Quercus Junghuhnii Miq.

West- und Mittel-Java, ca. 1400—2100 m ü. M. Außerhalb Javas nicht bekannt (Koorders). Material aus dem botanischen Garten in Buitenzorg, 10. Jan. 1924.

Auf diesem Material gab es Zweige mit neu entfalteten Blättern und sehr jungen Knospen in deren Achseln. Weiter unten indessen, auf zwei älteren Zweiggenerationen, saßen ältere Blätter mit größeren Knospen.

Die Knospen sind schön schuppenbedeckt (Fig. 6); die Schuppen sind am Rande und auf der Außenseite behaart. Die Haare sind steif, und ähnlich wie bei Qu. pallida können sie einzellig vorkommen, oder es ist bei ihnen eine kleine Anzahl von Zellen unten miteinander verbunden, wie Fig. 6 B es zeigt.

Anatomisch sind die Schuppen durch vieles mechanisches Gewebe ausgezeichnet. Gegen die Außenseite der Schuppe wurden zwei bis drei Reihen von verhältnismäßig großen und sehr dickwandigen Zellen innerhalb der Epidermiszellen beobachtet, welche letzten auch stark verdickte Wände besaßen.

Auch die Leitbündel waren mit einem Belag von Sklerenchym an ihrer Außenseite versehen.

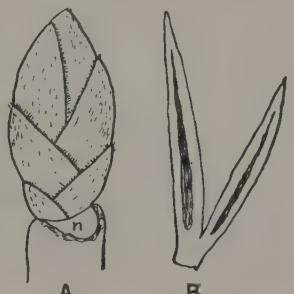


Fig. 6. Quercus Junghuhnii. A Seitenknospe der jüngsten Zweiggeneration. 10fache Vergr. B Haar von der Außenseite einer Knospenschuppe. Etwa 300fache Vergr.

Es geht hiermit als Resultat aus meinen Untersuchungen hervor, daß die Quercus-Arten im ewigen Sommer Javas Ruheknospen ausbilden, ebenso wie die Bäume in temperierten Ländern mit Winterruhe für die Vegetation. Die Ruheknospen sind dazu an beiden Stellen in ähnlicher Weise ausgestattet. Auch bei den Java-Arten sind die Knospen mit deckenden Schuppen versehen, und diese schließen meist dachziegelförmig aneinander, wenn auch nicht so fest wie bei den Knospen temperierter Arten. Einige der javanischen Arten, wie Qu. pallida und Junghuhnii, haben behaarte Knospenschuppen, und auch im inneren Bau ist wenig Unterschied zwischen den tropischen Arten und der temperierten Art Qu. robur. Die Unterschiede sind überhaupt keine wesentlichen, sondern Gradunterschiede.

Die angeführten Züge scheinen nicht mit den Lebensverhältnissen im immerfeuchten Tropenklima zu harmonieren und können nicht als Anpassungszeichen aufgefaßt werden. Die rein tropischen Gattungen, welche in immerfeuchten Gegenden zu Hause sind, sind ja, wie oben angeführt, anders gebaut, was die Knospen anbelangt. Man darf wohl

eher annehmen, daß die Bildung von Ruheknospen und die Gestaltung derselben von inneren Faktoren bedingt sind, welche der ganzen Quercus-Gattung gemein sind, und die damit zusammenhängen, daß die Gattung eigentlich einem temperierten Klima angehörig ist, wie ja auch ihre Verbreitung ihren Schwerpunkt in den temperierten Erdteilen hat.

Kristiania, Juni 1924.

Beiträge zum Geschlechts- und Anpassungsproblem

Von **W. Riede.**

Bei den Pflanzen findet sich eine sehr mannigfaltige Verteilung der Geschlechter. Blüte und Blütenstand zeigen eine verschiedene sexuelle Ausbildung. Die Blüte ist eingeschlechtig oder zweigeschlechtig; der Blütenstand ist aus zwitterigen Blüten oder aus männlichen und weiblichen Blüten oder aus eingeschlechtigen und zwitterigen aufgebaut, oder er ist eingeschlechtig (männlich oder weiblich). Betrachten wir nun erst das Individuum oder sogar die Art hinsichtlich ihres Geschlechtes, so bieten sich zahlreiche Möglichkeiten dar. Wenn nur die erblich-fixierten Sexualverschiedenheiten berücksichtigt werden, ist schon eine ungeheure Formenfülle vorhanden. Durch die vielen Modifikationen tritt eine Vermehrung der Formen ein; in manchen Fällen entsteht so eine fast unübersehbare Menge. Wenn auch manchmal die Bezeichnung Gemischtgeschlechtigkeit bei einem bisexuellen Individuum und Getrenntgeschlechtigkeit bei einem unisexuellen Individuum ausreichen mag, so lassen sich doch zur Wiedergabe der durch Erbfaktoren festgelegten charakteristischen Merkmale besondere Ausdrücke nicht umgehen. Im allgemeinen wird man wohl die Ausdrücke für Phänotypen ebenfalls verwenden. Meist werden sie sogar für die Erscheinungsformen, nicht für die Anlagen gebraucht werden. Um darzutun, daß es sich um erbliche oder um nichterbliche Typen handelt, ist Geno- oder Phänovoranzustellen [1]).

1) Die übliche Terminologie ist in vielen Punkten ungenau. Es ließe sich vielleicht durch Verwendung von Ausdrücken. welche die Bedeutung ohne weiteres erkennen lassen, das Verständnis der schwierigen Geschlechterverteilung erleichtern. Auf die Verteilung von Blüte, Blütenstand und Individuum soll hier nicht eingegangen werden, nur einige Verteilungsweisen bei der Art sollen angeführt sein:

- ☿ hermaphroditmonözisch;
- ♀☿ gyhermaphroditmonözisch;
- ♂♀☿ anegynhermaphroditmonözisch;
- ♀ + ☿ gynohermaphroditdiözisch;
- ♂ + ♂☿ androanhermaphroditdiözisch;
- ♀ + ♂♀☿ gynoanegynhermaphroditdiözisch;
- ♂ + ♀ + ♂☿ androgynoanhermaphrodittriözisch.

Die Zwitterblüte ist der Urtypus der Phanerogamenblüte. Die Gemischtgeschlechtigkeit ist das Ursprüngliche. Jede Pflanze besitzt infolgedessen männliche und weibliche Anlagen. Bei einer gemischtgeschlechtigen Art kommen beide zur Entwicklung, und zwar erst die Staubblätter, dann die Fruchtblätter. Infolge bestimmter innerer Vorgänge, die sich durch Variierung der äußeren Verhältnisse beeinflussen lassen, geht die Entwicklung des einen oder des anderen Geschlechtes schneller vor sich. Die Anlagen wirken auf das Plasma ein, sie stehen unter dem Einfluß ihrer inneren Umgebung; die Beschaffenheit des Substrates entscheidet, ob eine Anlage Reizstoffe (Genohormone) bilden kann, welche die Realisierung der betreffenden Eigenschaft herbeiführen. Das Substrat wirkt als Reiz auf die Anlagen. Je nach Qualität und Quantität dieses inneren Reizes erfolgt die Reaktion der Anlagen. So ergibt sich die Möglichkeit, in die Entwicklungsvorgänge einzugreifen. Es handelt sich nicht um Änderungen im Anlagenkomplex, sondern um Variierung des Substrates, in dem die Anlagen tätig sind. Ist es bei einer bestimmten Substratzusammensetzung einer Anlage unmöglich, Genohormone zu erzeugen, wird die Anlage durch Stoffe des Substrats nicht gereizt, so wird sie ohne Einfluß bleiben; die betreffende Eigenschaft tritt nicht in die Erscheinung. Die Anlage dagegen, welche günstige innere Bedingungen vorfindet, welche die notwendigen Reize der inneren Umgebung empfängt, wird die bestimmten Reizstoffe erzeugen und die Entfaltung einer bestimmten Eigenschaft anbahnen. Werden die Außenbedingungen verändert, so gehen mit der Substratsänderung Hemmungen der einen und Förderungen anderer Reizstoffe vor sich; die Entwicklung wird abgeändert. Die Quantität der Genohormone, die für die Entwicklungsvorgänge entscheidend ist, kann einmal durch quantitative Überlegenheit der Anlage oder auch durch Qualität des Substrates bedingt sein. Bei starker genotypischer Überlegenheit eines Faktors ist eine Abänderung nur bei sehr starker Veränderung der Außenbedingungen zu erzielen.

In einer zwitterblütigen Pflanze müssen wir Anlagen für Zwittrigkeit und für beide Geschlechter annehmen. Durch Erzeugung anomaler innerer Bedingungen wird einer Anlage die Möglichkeit gegeben, in

---

So ließen sich auch für Tetrözie, Pentozie, Polyözie Zusammenstellungen bilden. Wenn zum Ausdruck gebracht werden soll, daß es sich um den Haplonten oder Diplonten handelt, so könnten zu diesen Nachsilben die Vorsilben „mon“ bei Gemischtgeschlechtigkeit und „di“ bei Getrenntgeschlechtigkeit gestellt werden: mondiplont, didiplont, monhaplont, dihaplont. Die Erbse wäre z. B. dihaplont, mondiplont; der Hanf dihaplont, didiplont.

verstärktem Maße Reizstoffe zu erzeugen; es kommt zur Unterdrückung eines Geschlechtes (eingeschlechtige Blüten) oder zum Geschlechtsumschlag (Makrosporophylle mit Mikrosporen, Mikrosporophylle mit Makrosporen). Wenn die Beeinflussung frühzeitig eintritt, so wird aus dem gemischtgeschlechtigen Individuum ein getrenntgeschlechtiges; es liegt eine Modifikation vor, eine phänotypische Getrenntgeschlechtigkeit. Bei einer Pflanze mit Zwitterblüten und eingeschlechtigen Blüten ist eine Vermehrung des Anlagekomplexes durch Auftreten von Männlichkeits- und Weiblichkeits-Bestimmern eingetreten. Häufig wird wohl eine dieser Anlagen zuerst entstanden sein, die Pflanze also neben den Zwitterblüten nur männliche oder weibliche gebildet haben. Erst später trat dann der zweite Geschlechtsbestimmer hinzu. Die einhäusige Art mit zwittrigen, männlichen und weiblichen Blüten ist, da ja die verschiedenen Anlagen bestimmte Substanzbedingungen verlangen, leicht beeinflußbar. Durch Variierung der äußeren Bedingungen wird die eine oder andere Blütenausbildung begünstigt. Je verschiedener die Bedingungen sind, welche die Anlagen zur Ausbildung der Genohormone benötigen, um so leichter ist die Beeinflussung möglich. Häufig gewinnt eine Anlage die Überlegenheit — etwa durch quantitative Vermehrung oder durch die Fähigkeit der Reizstoffproduktion unter verschiedenen Bedingungen (große Reizbreite). Die Zwitteranlage wird meist unterdrückt; die monözische Pflanze entwickelt nur noch männliche und weibliche Blüten. Die künstliche Erzeugung von Zwitterblütigkeit ist, da die zwittrige Anlage wenig entfaltungsfähig ist, erschwert. Entsteht bei einer zwittrigen Pflanze ein Männlichkeits-Faktor, später bei einer anderen Pflanze ein Weiblichkeits-Faktor, so erhalten wir eine polygame Art. Besteht starke Überlegenheit der Männlichkeits- und Weiblichkeitsbestimmer und sind besondere Umstände geeignet, diese beiden Formen sich besonders stark vermehren zu lassen, so wird die Art diözisch. Die Zwitterblüten sind ganz unterdrückt, weil die Reizstoffproduktion der Geschlechtsbestimmer stärker ist (größere Reizbreite, Anlagenquantität). Je nach den besonderen Verhältnissen sind bei polygamen Arten genotypisch und phänotypisch bedingte Verschiedenheiten festzustellen. In der Natur ist nicht ohne weiteres zu entscheiden, ob die Erscheinung phänotypische oder genotypische Ursachen besitzt; Faktorenanalysen müssen Aufklärung bringen. Bei Getrenntgeschlechtigkeit sind in jedem Individuum die Anlagen für beide Geschlechter; bei Gynoheterozygotie sind im diploiden Chromosomensatz des Weibchens ein überlegenes weiblichkeitbestimmendes und ein männlichkeitbestimmendes Anlagenelement, im diploiden Chromosomensatz des

Männchens zwei männlichkeitbestimmende Anlagenelemente vorhanden; bei Androheterozygotie sind im diploiden Cromosomensatz der Männchen ein männlichkeitbestimmendes und ein unterlegenes weiblichkeitbestimmendes Element, im diploiden Chromosomensatz des Weibchens zwei weibchenbestimmende Elemente. Je geringer die Überlegenheit des bestimmenden Elementes im heterogametischen Geschlecht ist, um so leichter ist eine Zwischengeschlechtigkeit oder ein Umschlag möglich. Sind in beiden Geschlechtern beide Bestimmer und ist die Unterdrückung des einen Geschlechts nur durch quantitative Überlegenheit der einen Gruppe bedingt, so ist auch im homogametischen Geschlecht ein Geschlechtsumschlag erzielbar.

$$\begin{array}{ccccc} \varphi & \begin{matrix} xxxyy \\ xxxy \end{matrix} & & \begin{matrix} xxxy \\ xxxy \end{matrix} & \sigma \\ \varphi = 6x\,3y & & 3x > y > 2x & & 6x\,2y = \sigma \end{array}$$

x = Männchenbestimmer, y = Weibchenbestimmer.

		♂ 3 xy	3 xy
♀	3 x 2 y	6 x 3 y	6 x 3 y
	3 x y	6 x 2 y	6 x 2 y

50% ♀ + 50% ♂

Aber auch dann, wenn nicht beide Bestimmungsfaktoren in jedem Geschlecht vorhanden sind, ist durch Ausschaltung der Bestimmungsfaktoren eine Abänderung erreichbar; denn stets sind in einem Individuum die männlichen und die weiblichen Grundlagen vorhanden. Es erklärt sich auch auf diese Weise die Möglichkeit einer Geschlechtsabänderung. Im allgemeinen ist aber bei getrenntgeschlechtigen Organismen nur schwer eine Umkehrung zu erzielen. Das Geschlecht ist von den Anlagen und den Außenbedingungen abhängig; durch den genotypischen Geschlechtskomplex und durch die inneren Bedingungen, die durch die Außenwelt beeinflußbar sind, ist das Geschlecht bedingt. Je näher sich die Entfaltungsbedingungen der Anlagen der vorschiedenen Geschlechtseigenschaften stehen, je ähnlicher die Bedingungen zur Erzeugung der Genohormone sind, um so leichter läßt sich eine Abänderung erzielen. Bei getrenntgeschlechtigen Pflanzen ist eine Beeinflussung schwerer als bei den gemischtgeschlechtigen, bei dem heterogametischen Geschlecht leichter als bei dem homogametischen.

Es soll nun kurz und zusammenfassend auf Beobachtungen und Versuche eingegangen werden, die in den Jahren 1920—24 teils im Bonner Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule, teils in der Umgebung von Bonn angestellt wurden.

Birke (Betula verrucosa). Die Birke wird als einhäusig bezeichnet. Die männlichen Kätzchen stehen am Gipfel vorjähriger Sprosse, an denen sie im Herbst des vorhergehenden Jahres angelegt werden. Die weiblichen Kätzchen, deren Anlegen ebenfalls im Herbst erfolgt, entstehen an neuen 1—3 blätterigen Kurzsprossen. Bei einer umfassenden Zählung wurde gefunden, daß die überwiegende Mehrheit beiderlei Geschlechtsorgane trägt. Aber es kommen auch andere Phänotypen vor. In einer Tabelle seien diese Formen zusammengestellt:

Typus	Geschlecht	Verhältnisse
1	♂	rein männlich.
2	♂♂♀	überwiegend männlich.
3	♂♂♀♀	Gleichgewicht der Geschlechter.
4	♂♀♀	überwiegend weiblich.
5	♀	rein weiblich.

Am häufigsten ist Typus 4, in dem sich die Überlegenheit der weiblichen Blütenstände zeigt. Im Durchschnitt kommen bei normal gewachsenen Individuen in der Mitte der Blüteperiode an der Pflanze auf 100 weibliche Blütenstände 50 männliche. Dieses Geschlechtsverhältnis variiert nun je nach den äußeren Bedingungen. Bodenernährung und Belichtung sind von ausschlaggebender Bedeutung. Es seien von den blühenden Zweigen eines freistehenden, etwa 4 m hohen Birkenbaumes die Verhältniszahlen der weiblichen Blütenstände zu den männlichen von unten nach oben (am Baum und am Zweig) wiedergegeben. (Von der Anführung umfangreicher Tabellen reichblütiger Individuen ist wegen Raumersparung Abstand genommen).

1. Zweig: 0:3, 0:1, 1:2 = 1:6.
2. „ 0:2, 2:3, 1:2, 3:2, 1:0, 1:0 = 8:9.
3. „ 0:2, 2:3, 1:2, 3:2, 1:0, 1:0 = 8:9.
4. „ 3:3, 3:0, 3:0, 1:0, 2:0 = 12:3.
5. „ 2:0, 3:3, 3:0, 3:0, 1:2, 2:3, 2:2, 2:1, 1:1, 2:0 = 21:12.
6. „ 2:0, 2:0, 4:0, 2:0, 4:0, 4:0, 3:1, 1:2, 2:2, 2:0, 2:2, 1:2, 2:0 = 29:9.
7. „ 2:0, 1:0, 0:3, 2:1 = 5:4.
8. „ 1:2, 1:1 = 2:3.
9. „ 2:1, 2:2, 3:2, 3:2, 3:0, 3:2, 4:0, 3:1, 3:0, 2:0 = 28:10.
10. „ 3:0, 3:0, 3:0, 4:2, 4:2, 5:0, 1:0 = 23:4.
11. „ 3:3, 3:3, 3.3, 3:0, 2:0, 3:0, 3:0 = 20:9.

Spitze: 2:0, 3:0, 3:0, 3:0, 3:0 = 14:0.

Aus dieser Aufstellung geht hervor, daß die männlichen Blütenstände den weiblichen vorauseilen. Die männlichen sind auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe angelegt als die weiblichen. Am untersten Zweig herrscht das männliche ganz oder stark überlegen vor. Schnell

stellt sich ein Gleichgewicht beider Geschlechter ein. Es gewinnt sodann das weibliche Geschlecht die Oberhand. An der Spitze herrscht das weibliche Geschlecht allein. An jedem Zweig wiederum besteht in entsprechender Weise dieselbe Gesetzmäßigkeit. Diese Verhältnisse sind dadurch zu erklären, daß die Anlage für den weiblichen Blütenstand erst nach verstärkter Assimilation, nach Veränderung des Substrates durch Anreicherung organischer Stoffe befähigt ist, Reizstoffe zu erzeugen, während die männliche Anlage geringere Anforderungen an das Substrat stellt. Je tiefer der Zweig steht, um so ungünstiger sind die Belichtungsverhältnisse; die untersten Zweige bleiben steril, da sie nicht einmal die für das männliche Geschlecht notwendige organische Stoffmenge besitzen. Die unter den günstigsten Assimilationsbedingungen stehende Spitze ist rein weiblich. Die vorübergehenden Schwankungen an jedem Zweig und an dem Baum selbst sind auf örtliche Verhältnisse zurückzuführen (Nährstromzufuhr, Belichtungsstärke). Die Zusammensetzung des Protoplasmas, des Substrates, in dem die Anlagen wirken, steht unter dem Einfluß der Bodenernährung und Lufternährung. Je mehr die Lufternährung Oberhand gewinnt, um so stärker ist die weibliche Anlage befähigt, Reizstoffe zu entwickeln. Die vegetativen Anlagen besitzen eine große Reizbreite; auch bei starker Veränderung des Substrates erzeugen sie noch Genohormone und veranlassen das Anlegen vegetativer Organe. Die männliche und die weibliche Anlage besitzen eine geringere Reizbreite. Die Plasmastoffe üben auf die Anlagen einen Reiz aus, die Anlagen antworten je nach der Stärke des Reizes mit der Erzeugung bestimmter Reizstoffmengen. Aber man wird wohl richtiger annehmen, daß nicht ein Stoff allein als Reiz wirkt und die Quantität maßgebend ist, sondern verschiedene Stoffe, die erst nacheinander im Laufe der Entwicklung unter dem Einfluß der Ernährung entstehen. So spielen Reizqualitäten und Reizquantitäten eine Rolle. Erst wenn die notwendigen Stoffe entstanden sind, erst wenn dieser Reiz quantitativ hinreichend ist, kann die Anlage Genohormone in hinreichender Menge bilden und Einfluß auf die Entwicklung gewinnen. Da die Stoffe, welche die vegetativen Anlagen reizen, fast immer vorhanden sind, ist es zu verstehen, daß vegetative Organe neben reproduktiven angelegt werden. Aber sowohl zum Anlegen wie zum Entwickeln und Entfalten eines Organs sind die Reizstoffe notwendig. Die Entwicklung stockt, wenn die Produktion der Reizstoffe aufhört. Um weitere Gesetzmäßigkeiten festzustellen, sei noch eine Zusammenstellung der Zahl der Blütenstände und der Geschlechtsverhältniszahlen beigefügt.

Zahl der Blütenstände:	7	17	17	15	33	38	9	5	38	27	29	14
	1/6	8/9	8/9	12/3	21/12	29/9	5/4	2/3	28/10	23/4	20/9	14/0
Weibchenprozent $\frac{♀ \cdot 100}{♂}$	17	90	90	400	175	322	125	67	280	575	222	∞
Männchenprozent $\frac{♂ \cdot 100}{♀}$	600	112	112	25	57	31	80	150	36	17	45	0

Es zeigt sich, daß, abgesehen von den letzten Zweigen, die Zunahme der Blütenstände mit einer Zunahme der Weibchen, die Abnahme mit einer Zunahme der Männchen verbunden ist. Auch diese Tatsache deutet wieder auf den Zusammenhang mit den Außenbedingungen hin; günstige Assimilationsverhältnisse bedingen quantitativ und qualitativ gesteigertes Wachstum. An jedem Baum kann man die Abnahme der Männchen- und die Zunahme der Weibchenprozente nach der Spitze verfolgen. Die mittlere Weibchenprozentzahl[1]) ist 173, die Männchenprozentzahl 58; d. h. auf 100 männliche Blütenstände kommen 173 weibliche und auf 100 weibliche 58 männliche. Der Einfluß der äußeren Faktoren auf das Geschlecht geht aber vornehmlich aus der folgenden, durch zahlreiche Beispiele belegten Aufstellung hervor.

Sonnenbaum, geringe Bewurzelung	♀	rein weiblich
„ starke „	♀♀♂	überwiegend weiblich
Schattenbaum, geringe Bewurzelung	♂♂♀	überwiegend männlich
„ starke „	♂	rein männlich

Einige Beobachtungen sollen herausgegriffen sein.

Schattenbaum 2,5 m, stark bewurzelt; Verhältniszahlen der weiblichen zu den männlichen Blütenständen von unten nach oben: 0:0, 0:1, 0:13, 0:17, 0:2, 0;3, 0:1, 0:6, 0:2, 0:0, 0:0, 0:0. Rein ♂ Männchenprozent = ∞.

An den unteren Zweigen stehen die Infloreszenzen einzeln, an den oberen zu zweien nebeneinander.

Schattenbaum, schwach bewurzelt: 0:0, 0:1, 0:2, 2:1, 2:1 = 4:5. Männchenprozent = 125.

Sonnenbaum, stark bewurzelt: 0:0, 0:1, 0:2, 2:2, 3:2, 1:0, 1:0, 2:0 = 9:7. Männchenprozent = 77.

Sonnenbaum, gering bewurzelt: 0:0, 1:0, 3:0, 4:0, 2:0, 3:0, 2:0. Rein weiblich. Männchenprozent = 0.

So zeigt sich deutlich der Einfluß von Boden und Licht auf das Verhältnis der Geschlechter. Es ist aber, wie die folgenden Zahlen

---

1) Dem bisherigen Gebrauch folgend $♀\,\% = \frac{♀ \cdot 100}{♂}$, nicht wie es sein müßte $♀\,\% = \frac{♀ \cdot 100}{♀ + ♂}$.

erkennen lassen, auch möglich, daß ein Schattenbaum infolge ganz geringer Bewurzelung, ganz geringer Zufuhr organischer Stoffe fast rein weiblich wird, und ein Sonnenbaum infolge starker Herabsetzung der assimilierenden Teile fast rein männlich.

Schattenbaum, Wurzel stark verletzt: 0:0, 0:1, 2:1, 3:0, 4:0, 3:0, 4:0, 2:0.

Sonnenbaum, Sproßsystem geschädigt: 0:0, 0:2, 0:3, 0:2, 0:3, 0:1, 2:1, 1:0.

Ergänzt wurden die Beobachtungen durch zahlreiche Versuche. Das Ergebnis stimmt mit den Beobachtungen völlig überein. Durch Beeinträchtigung der Assimilation eine Zunahme der männlichen, eine Abnahme der weiblichen, durch Beeinträchtigung der Nährsalzaufnahme eine Zunahme der weiblichen, eine Abnahme der männlichen Blütenstände. An jungen Bäumchen ist der Erfolg am leichtesten festzustellen. Verschiebung des Verhältnisses ist durch geringe Veränderungen, Verweiblichung und Vermännlichung durch stärkere Eingriffe zu erzielen. Die Überlegenheit des weiblichen Geschlechtes ist leichter zu erreichen als das Umgekehrte, da ja die weibliche Anlage der männlichen überlegen ist. Je stärker die Beeinflussung, desto größer die Abänderung. Wird an einem großen Baum die Wurzel beschädigt, so zeigt sich im folgenden Jahr eine Zunahme der weiblichen Blüten; wird dagegen das Sproßsystem verletzt, so findet eine relative Zunahme der männlichen Blütenstände statt. Nach sonnenreichen Jahren werden verhältnismäßig mehr weibliche, nach sonnenarmen, kalten Jahren mehr männliche Blütenstände angelegt. Die Weibchenprozente sind nach einem günstigen Jahr höher, die Männchenprozente niedriger. Die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses steht im Zusammenhang mit der Jahreswitterung; das Geschlechtsverhältnis ist eine Funktion der Außenbedingungen. Schattenäste haben stets eine höhere Männchenprozentzahl, Sonnenäste eine stets höhere Weibchenprozentzahl. Vergleiche der Randpflanzen dichter Bestände zeigen, daß Süd-, Ost-, West-, Nordpflanzen sich in der Größe der Weibchenprozentzahl folgen. Die Schattenäste dieser Randbäume lassen stets eine Überlegenheit der männlichen Blütenstände, die Sonnenäste eine Überlegenheit der weiblichen erkennen.

Es seien zur Erhärtung der Ansicht noch einige Beobachtungen beigefügt. An einem Birkenstumpf hatten sich drei Adventivzweige entwickelt: Der mittlere, 4 m hohe Sproß war fast rein weiblich; die beiden kleinen, 1 m langen seitlichen Sprosse waren rein männlich. In einem ähnlichen Fall war der Lichtsproß rein weiblich, der Schattensproß männlich-weiblich. Ein im Waldesschatten stehender Baum war

infolge Wurzelverletzung dürr geworden; er trug nur weibliche Kurztrieb- und Langtrieb-Infloreszenzen. Bei einem 2 m hohen Schattenbaum waren die unteren Äste vegetativ, die oberen hatten 45 männliche Infloreszenzen. Ein freistehender Baum von 2 m Höhe hatte an der Spitze 13 weibliche Blütenstände entwickelt; seine oberen Seitenäste waren weiblich, seine unteren vegetativ. Bei Vergleich von Ästen, die etwa auf gleicher Höhe nach verschiedenen Himmelsrichtungen ausstrahlten, ergab sich die Regel, daß der Südast die meisten Blüten trägt; es folgen Ost-, dann West-, schließlich Nord-Ast. In derselben Reihenfolge besitzen diese Äste eine, jedoch meist nicht sehr starke, sinkende Weibchenprozentzahl. Dieselbe Regel findet sich bei den Zwischenrichtungen in der Reihenfolge: SO, SW, NO, NW. Allerdings gibt es auch Ausnahmen. Nur bei Berücksichtigung der jeweiligen Verhältnisse und Vergleich der Boden- und Lufternährungsbedingungen findet sich die richtige Erklärung. Bei geschneitelten Birken tritt eine verstärkte Nährsalzzufuhr des Bodens und damit eine Begünstigung der männlichen Infloreszenzen ein. Auch an den Schlägen läßt sich die verschiedene Sonnenwirkung erkennen. Die Männchenprozentzahl fällt von den Bäumen des Nordrandes zu denen des Südrandes in der Folge: Nord, Nordwest, Nordost, West, Ost, Südwest, Südost, Süd. Auch die Neigung des Bodens spielt eine Rolle.

Die Birke ist in ihrem ersten Blühjahr unter normalen Verhältnissen erst männlich; dann nimmt das Verhältnis der Weibchen von Jahr zu Jahr zu und hält sich, von Schwankungen abgesehen, jahrelang auf gleicher Höhe. Der freistehende Baum hat eine höhere Weibchenprozentzahl als der im Schluß stehende. Gegen Ende der Lebensperiode tritt eine Abnahme der Männchenprozente ein. Die Jahreswitterung übt auf Qualität und Quantität der Blüten einen entscheidenden Einfluß aus. Trockene, sonnenreiche Jahre vermehren den Blütenansatz, erhöhen die Anzahl der weiblichen Blüten; feuchte, sonnenarme Jahre verringern den Blütenansatz und erhöhen die Männchenzahl. Da die Blütenstände im Herbst angelegt werden, ist nicht das Frühlingswetter entscheidend, sondern die Witterung des Vorjahres. Durch ungewöhnliches Frühlingswetter kann allerdings eine sekundäre Verschiebung erfolgen. Im Freistand tritt frühere Blühbarkeit als im Schluß ein. Im Freistand findet sich eine höhere Weibchenhundertzahl als im Schluß. Alle die Assimilation begünstigenden Maßnahmen tragen zur Förderung der weiblichen Blüten bei. Trockenheit, Nährsalzarmut des Bodens, Besonnung und Feuchtigkeit, Nährsalzüberfluß, Beschattung sind die entscheidenden Bedingungen der Umgebung. Durch Assimilations-Be-

günstigung oder Nährsalzhemmung wird die Änderung der inneren Zustände veranlaßt, welche die Erzeugung blütenbildender Reize, das Aktivwerden der Anlagen herbeiführt.

Bei Betula steht der männliche Blütensproß terminal am Langtrieb, ebenso wie bei Alnus und Ostrya. Bei Betula finden sich ein endständiges und ein oder zwei achselständige männliche Kätzchen. Corylus, Carpinus und Ostryopsis haben die männlichen Blütenstände als Kurztriebe entwickelt. Der weibliche Blütenstand befindet sich bei Betula auf Kurztrieben, bei Corylus und Ostrya endständig am Langtrieb. Diese Verschiedenheiten lassen sich nur auf erbliche Anlagen zurückführen. Ernährungsverhältnisse spielen eine sekundäre Rolle. Nicht einmal bei allen Vertretern der Gattung Betula finden sich die männlichen Infloreszenzen am Langtrieb, die weiblichen auf Kurztrieben, da Betula humilis, pumila und nana beide Blütenstände terminal an Seitentrieben tragen. Bei Betula verrucosa sind die Einhäusigkeit, der Entstehungsort der Infloreszenzen, die Infloreszenz beider Geschlechter, die Blütenbildung beider Geschlechter durch Anlagen festgelegt. Unter den natürlichen gewöhnlichen Verhältnissen werden sie in der meist beobachteten Weise alle in Tätigkeit treten und der Pflanze den üblichen Habitus verleihen. Durch experimentelle Eingriffe läßt sich die Verteilung der Blütenstände nur schwer beeinflussen. Wird die Entwicklung der weiblichen Blüten begünstigt, so unterbleibt meist nur die Ausbildung der männlichen Blütenstände. Bei Unterdrückung eines Geschlechtes finden sich dann meistens nur weibliche Kurztriebe oder männliche Langtriebe. Bei Anlegung eines Seitensprosses fällt die Entscheidung, ob er vegetativer Langtrieb oder reproduktiver Kurztrieb wird. Diese Entscheidung ist fast stabil. Aber es finden sich doch Fälle, wo eine nachträgliche Änderung eintritt. In dem dreizähligen Büschel an der Spitze eines Langtriebes kann ein oder können sogar zwei weibliche Blütenstände angelegt werden. In einzelnen Fällen ist der Terminalstand weiblich. Umgekehrt tritt, wenn auch selten, die Ausbildung von männlichen Kurztrieben unter Begünstigung der männlichen Anlagen ein. Schließlich ist auch eine Änderung noch während der Blütenstandsbildung möglich. Jedoch sind männlich-weibliche Blütenstände selten. Schließlich kann auch eine Änderung während der Blütenbildung eintreten; die Blüte wird zwittrig. Solche Blüten treten meist am Grunde weiblicher Infloreszenzen auf, wie das auch bei Corylus und Alnus vorkommt. Es handelt sich hier gewiß um ein sekundäres Zwittertum; männliche Anlagen machen sich infolge innerer Veränderungen geltend. Bei männlichen Infloreszenzen wurde

ganz selten Blütenzwittertum beobachtet. Hier handelt es sich gewiß ebenfalls um eine sekundäre Zwitterbildung, wenn auch die männlichen Infloreszenzen vielleicht als Vorläufer der früheren Zwitterstände in Betracht kommen. Große Labilität besteht vor der Entscheidung, vor der Anlage eines Organs; durch frühzeitige Beeinflussung der inneren Bedingungen ist eine Änderung möglich. Stabilität, die jedoch auch durchbrochen werden kann, besteht nach der einmaligen Entscheidung.

Die Birke tritt, wenn nicht abnorme Ernährungsbedingungen vorliegen, nach Beendigung des vegetativen Stadiums in eine kurze männliche Periode, bevor sie weiblich-männlich wird. Daß an der Pflanze die weiblichen Blütenstände besonders an den jüngeren Ästen, die männlichen an den älteren vorkommen, hängt mit Ernährungsbedingungen zusammen. Daß die männlichen an der Zweigspitze eines Langtriebes, die weiblichen aber unterhalb der Spitze an Kurztrieben stehen, ist durch erblich festgelegte, innere Bedingungen zu erklären. Die Birke durchläuft zunächst in ihrer ontogenetischen Entwicklung ein männliches Stadium; nicht bei allen Pflanzen ist dies der Fall. Die schwedische Kiefer ist in ihrer ersten Blühperiode weiblich und wird dann einhäusig. Bei manchen diözischen Arten kommt es vor, daß bei Weibchen zu Anfang männliche Blüten erzeugt werden; das läßt darauf schließen, daß diese Weibchen von anegynen Pflanzen abstammen, oder daß die Weibchenbestimmer zu Beginn der Blühperiode infolge innerer Bedingungen ungereizt bleiben und deshalb männliche Anlagen sich vorübergehend entfalten können.

Während wir bei der Birke einen einheitlichen Genosexualkomplex annehmen müssen, finden wir bei anderen Pflanzen, bei denen Individuen verschiedener Geschlechtigkeit auftreten, eine verschiedene genotypische Geschlechtsveranlagung. Es soll natürlich nicht damit gesagt sein, daß nicht in anderen Gegenden bereits genounisexuelle Birken-Individuen vorkommen und auch bei der Birke der Übergang zur Zweihäusigkeit angebahnt ist.

Bei der Birke ist ein Sexualgenotypus vorhanden. Die Verschiedenheiten, die wir finden, sind phänotypischer Natur; die Einflüsse sind die Ursache der abgeänderten Formen, nicht die Anlagen. Es sind phänotyische Weibchen und phänotypische Männchen die eingeschlechtigen Individuen, die wir bei der Birke antreffen. Die Esche dagegen, bei der man auch verschiedene Typen findet, besitzt verschiedene Sexualgenotypen; bei ihr besteht eine komplizierte Geschlechterverteilung. Einer Anzahl männlicher Individuen steht eine geringere Zahl weiblicher gegenüber; neben solchen, welche lauter

Zwitterblüten tragen, solche, die männliche, weibliche und zwittrige Blüten besitzen; und schließlich Individuen mit männlichen und weiblichen oder mit weiblichen und zwittrigen Blüten. Eine weitere Komplizierung erfolgt durch Außeneinflüsse; daß diese auch hier in hohem Maße wirksam sind, ist an der Geschlechterverteilung am Individuum selbst zu beobachten. Es kommen nicht alle Anlagen zur Entfaltung; ein anegynes Individuum kann gynisch oder andrisch, ein anegynhermaphrodites ebenfalls eingeschlechtig werden (phänogyn, phänandrisch, phänohermaphrodit). Zahlreiche Modifikationen sind möglich. Eine weitere Verwicklung tritt durch gegenseitige Bastardierung ein. Daß Äste eines Baumes, die unter verschiedenen Ernährungsbedingungen stehen, eine verschiedene Geschlechtsausbildung erhalten, ist stets zu finden. Die Sippen mit zwittrigen Blüten müssen als die ältesten gelten; es entstand durch plötzliches gemeinsames Auftreten eines Männchen- und eines Weibchenbestimmers eine anegynhermaphrodite Sippe; durch erneutes Hinzukommen einer männchenbestimmenden oder weibchenbestimmenden Anlage wurden eingeschlechtige Individuen, eine gynische und eine andrische Sippe erzeugt. Der Gynhermaphroditismus wird wohl mittelbar aus der Zwitterform entstanden sein. Der angedeutete Entwicklungsgang ist nicht der einzig mögliche; er kann viel verwickelter sein, zumal auch das Aussterben bestimmter Formen in Betracht gezogen werden muß. Es ist nun sicherlich auch eine Bastardierung der Geschlechtssippen erfolgt. Je nach der Anlagen-Zusammensetzung und der Stärke der Anlagen wird durch Variierung der äußeren Einflüsse leichter oder schwerer eine Modifizierung zu erzielen sein. Die phylogenetische Betrachtung ergibt, daß aus dem Zwittertum allmählich die Getrenntgeschlechtigkeit entsteht; so findet sich die Esche in einem Übergangsstadium zur Diözie. Monözie und Polyözie sind Vorstufen der Diözie.

Es gibt auch bei der Birke Pflanzen, die weniger auf äußere Einflüsse reagieren, bei denen die Geschlechtsverhältnisse stabil sind. Da scheinen besondere individuelle Verhältnisse mitzusprechen; es ist aber kaum anzunehmen, daß der Geschlechtsanlagenkomplex bei ihnen anders zusammengesetzt wäre. Die Reduktionsteilung und die Befruchtung hat bei der Birke für die allgemeinen Geschlechtsanlagen nichts zu bedeuten; es liegt in diesem Punkt Homozygotie vor. Alle Abänderungen sind als phänotypisch zu betrachten. Vor der Anlage eines Organs ist die Beeinflussung leicht möglich, der Umschlag nach der Anlage bedeutend schwerer zu erzielen. Im allgemeinen handelt es sich um die Beeinflussung neu entstehender Organe; die nachträgliche Änderung ist selten. Der Organismus vor Betätigung der Anlagen

ist labil, nach Anlegung der Organe stabil. Mit Anlegung des Kurztriebes ist über Infloreszenz, Blüte, Sporophyll, Sporen und Geschlechtszellen entschieden; ebenso ist nach der ersten Anlage einer Langtriebinfloreszenz der Entwicklungsgang festgelegt. Da die Einzelorgane nacheinander entstehen, so ist natürlich immer, wenn auch meist schwer, eine nachträgliche Änderung möglich. Am Sproß, am Blütenstand oder in der Blüte kann noch ein Umschlagen erfolgen. Die inneren Bedingungen können durch experimentelle Eingriffe oder durch Innenvorgänge unbekannter Ursache verändert sein. Quantitativ und qualitativ ist die Blütenbildung von den äußeren Faktoren abhängig. Je günstiger die allgemeinen Bedingungen, um so stärker der Blütenansatz. Je mehr die Assimilationstätigkeit die Nährsalzaufnahme überwiegt, um so stärker ist die Herrschaft der weiblichen Anlagen; die alle männlichen Anlagen reizenden Stoffe entstehen bei einem niedrigeren Verhältnis der organischen zu den anorganischen Stoffen als die alle weiblichen Anlagen reizenden Stoffe. Beobachtungen zeigten, daß bei Pinus silvestris die Verhältnisse wie bei Betula verrucosa vorliegen, auch hier kommt Phänodiözie vor.

Doronicum, Calendula. Die Kompositen-Blütenstände sind schon öfters Gegenstand der Feststellung des Zahlenverhältnisses der Randblüten zu den Scheibenblüten gewesen. Es ist dabei jedoch nicht auf den Wechsel während der Entwicklung geachtet worden. Stets liegt ein bestimmter Rhythmus vor, der allerdings durch abnorme Außenfaktoren gestört werden kann. Bei Doronicum ist die zwittrige Blütenmasse von einem Kranz weiblicher unfruchtbarer Randblüten umgeben. Die fruchtbaren Zwitterblüten nehmen in der Ontogenie ab.

Doronicum.

	Anzahl der			♀:♀
	Hüllblätter	Randblüten	Scheibenblüten	
1. Blütenstand	35	31	250	8,1
2. „	34	34	155	4,6
3. „	35	37	140	3,8

Die Weibchenprozentzahl nimmt zu, wenn die Assimilationsbedingungen sich im Laufe der Entwicklung günstiger gestalten. In einer Anzahl Fälle nimmt auch die Zahl der Randblüten ab, aber trotzdem wird der Quotient ♀ :♀ größer.

	Anzahl der			♀:♀
	Hüllblätter	Randblüten	Scheibenblüten	
1. Blütenstand	31	30	225	7,5
2. „	26	28	142	5,1
3. „	24	25	123	4,9

Die Zunahme der Weibchenprozente zeigt sich auch bei den Calendulapflanzen. Es seien einige Daten einer solchen Zählung wiedergegeben:

Randblüten	41	42	43	42	44	59	63	80	64
Scheibenblüten	109	95	82	83	79	61	58	49	24
	3.	4.	10.	11.	15.	18.	1.	15.	22. Juli
			Mai				Juni		

In vielen Fällen finden sich nicht unwesentliche Schwankungen; aber stets ist am Schluß die starke Zunahme der Randblüten festzustellen. Die zwittrigen Scheibenblüten nehmen stets ab, die fertilen, weiblichen Randblüten nehmen zu. Zuerst sind immer die Zwitterblüten überlegen; es stellt sich ein Gleichgewicht her; am Schluß herrscht das weibliche Geschlecht. Die Zunahme der Weibchen ist kausal mit zunehmender Entwicklung, mit zunehmender Assimilationsverbesserung verknüpft. Durch Untersuchung von Individuen, die unter verschiedenen Bedingungen aufgewachsen waren, wurde gefunden, daß die Faktorenkomplexe Bodenernährung und Lufternährung von ausschlaggebender Bedeutung für das Geschlechterverhältnis innerhalb des Blütenstandes sind. Starke Düngung, schwache Belichtung vergrößert die Zahl der Scheibenblüten; starke Belichtung, geringwertiger trockener Untergrund verringert die Scheibenblütenzahl. In den einzelnen Jahren variiert das Verhältnis unter dem Einfluß von Bodenfeuchtigkeit und Sonnenscheindauer. Diese Beobachtungen und Untersuchungsergebnisse wurden auch an anderen Kompositen bestätigt gefunden.

Salix fragilis. Von Weiden ist der Geschlechtsumschlag im Alter und bei Stecklingsvermehrung bekannt. Es wurde durch Stecklingskulturen versucht, die Häufigkeit des Umschlages zu ermitteln. Der Prozentsatz der halbumschlagenden, also monözisch werdenden Individuen ist höher als der der vollumschlagenden, Geschlechtswechsel vollführenden. Es werden mehr Männchen zu Weibchen, als Weibchen

Ursprüngliches Geschlecht	Geschlecht der Stecklinge im 2. Jahr							
	Ungedüngt				Gedüngt			
	♂♀	♂	♀	○	♂♀	♂	♀	○
♂	7	41	4	48	5	70	2	23
♀	3	65	2	30	6	74	2	18

zu Männchen. Durch Düngung wird bei den männlichen Stecklingen die Hundertzahl der geschlechtsumschlagerleidenden Individuen verkleinert, bei den weiblichen vergrößert. Durch Stickstoff- Kalk-, oder Phosphor-Kalium-Überschuß ließen sich keine einwandfreien, außerhalb

der Fehlerquelle liegenden Unterschiede gegenüber normaler Volldüngung erkennen. Düngung setzt die Zahl der im ersten Jahr nach der Vermehrung vegetativ bleibenden Stecklinge herab.

Geköpfte weibliche Weiden besitzen häufig männliche Stockausschläge, geköpfte männliche Weiden selten weibliche Stockausschläge. Es ist unentschieden, ob bei alternden Pflanzen die Männchen oder die Weibchen höhere Neigung zum Geschlechterwechsel haben. Je nach dem Verhältnis der assimilierenden Teile zu den bodensalzeaufnehmenden wird dieses oder jenes Geschlecht die Oberhand behalten. Die Geschlechtsveränderung bei der Weide ist also auch durch äußere Faktoren beeinflußbar. Es können natürlich auch manchmal innere Veränderungen eintreten, ohne daß die bedingenden Ursachen klar hervortreten. So ist doch auch anzunehmen, daß die wenigen weiblichen Exemplare der Pyramidenpappel durch Umschlag der männlichen entstanden sind. Über die Ursachen läßt sich nichts Sicheres sagen. Auch Regenerationsversuche an Stecklingen bestätigten, daß das vegetative Stadium als die niedrigste, das männliche als die höhere, das weibliche als die höchste Stufe aufzufassen ist. Durch relative Zunahme der Assimilationstätigkeit wird die höhere Stufe erreicht. Die Wurzelbildung wurde an Stecklingen beobachtet. Bei Verwendung freiwachsender Individuen war kein sicheres Ergebnis zu verzeichnen, obwohl in den meisten Fällen die schnellere Bewurzelung der männlichen Sproßstücke eintrat. Bei Verwendung von Sprossen eines Klons, die teils auf vegetativer, teils auf männlicher, teils auf weiblicher Stufe standen (Rückschlag, Umschlag), folgten die Sproße bezüglich der Bewurzelungsgeschwindigkeit in der erwarteten Reihenfolge: vegetativ, männlich, weiblich[1]).

Hanf (Cannabis sativa). Es sei noch kurz auf Hanfversuche eingegangen. Das primäre Geschlechtsverhältnis war bei dem zu den Versuchen verwendeten Stamm, der durch wiederholte Individualauslese gewonnen worden war, 100:83; d. h. es kamen auf 100 Weibchen 83 Männchen. Progame Änderung des Geschlechtsverhältnisses durch Beeinflussung der Eltern ließ sich nicht erreichen; verschiedene Ernährungsbedingungen (Dichtsaat, Weitsaat, verschiedene Düngungsweisen, Stickstoffüberschuß, Phosphorüberschuß) blieben ohne Einfluß auf das primäre Geschlechtsverhältnis. Durch Beeinflussung der Elternpflanzen läßt sich eine Begünstigung der einen Sporen- und Keimzellart nicht herbeiführen. Das theoretische (mechanische) Verhältnis ist wie bei

1) Weibliche Stecklinge wachsen jedoch später intensiver als männliche.

allen getrenntgeschlechtigen Arten 100:100. Dieses theoretische Verhältnis wird infolge besonderer Eigenschaften der beiden Sporenarten des heterogametischen Geschlechtes modifiziert. Die Widerstandsfähigkeit gegenüber Außeneinflüssen oder ungewohnten chemischen Reizen ist verschieden. Bei Heterogametie des weiblichen Geschlechtes zeigt sich die Überlegenheit der einen Makrosporen-Art und Verdrängung der anderen, bei Heterogametie des männlichen Geschlechtes größere Wüchsigkeit der einen Mikrosporen-Art nach der Bestäubung und größere Unempfindlichkeit. Unter gewöhnlichen, natürlichen Verhältnissen kommt das natürliche primäre Geschlechtsverhältnis zustande. Ein modifiziertes primäres Geschlechtsverhältnis erhält man durch Beeinflussung der Sporen. Bei dem männlich-heterogametischen Hanf läßt sich durch Alternlassen des Pollens die Männchenprozentzahl weiter herabdrücken; je länger der Pollen liegt, um so größer ist die Zahl der Weibchen; schließlich werden nur noch weibliche Individuen erzielt. Der an und für sich durch geringe Wüchsigkeit und Widerstandskraft ausgezeichnete männliche Pollen wird durch ungünstige Bedingungen weiter geschwächt; die Männchenprozentzahl sinkt um so stärker, je ungünstiger die Einwirkungen sind — im Maximum bis 0. Die Männchenprozentzahl wird vergrößert durch Ausschluß der Pollenkonkurrenz, verringert durch Vermehrung des Wettbewerbes. Neben der epigamen Modifizierung des Geschlechtsverhältnisses (epigam im weiten Sinne) durch Einwirkung auf den Pollenschlauch kommt noch eine metagame in Frage durch Samenwahl, Alternlassen des Samens, Samenreizung und Beeinflussung der Samenentwicklung (sekundäres Geschlechtsverhältnis durch Diplontenbeeinflussung). Werden die großen Samen ausgewählt, so erhöht sich die Weibchenzahl, werden die kleinen Samen ausgewählt, so erhöht sich die Männchenzahl. Bei starker Düngung und Weitsaat sind verhältnismäßig mehr Männchen, bei schwacher Düngung und Dichtsaat verhältnismäßig mehr Weibchen vorhanden. Erschwerung des Lebenskampfes bewirkt eine Überlegenheit des stärkeren, widerstandsfähigeren Geschlechtes (Sieg der ♀ Pflanzen). Bei Röntgenbestrahlung $\left(\frac{1}{100} - 22 \text{ HED}\right)$ zeigte sich die größere Empfindlichkeit der weiblichen Samen; je stärker die Giftdosis, um so höher war die Männchenprozentzahl. Da in beiden Geschlechtern männliche und weibliche Anlagen vorkommen, ist stets ein Hervorrufen des entgegengesetzten Geschlechtes möglich; jedoch bieten sich der experimentellen Erzeugung dieser umschlagenden Individuen Schwierigkeiten. Bis jetzt gelang es nur, die Individuen zur Ausbildung von Zwitterblüten zu bringen; die

Kultur im Gewächshaus unter ungünstigen Belichtungsverhältnissen bewirkt Zwitterblütenbildung. Es handelt sich um ein sekundäres phänotypisches Zwittertum. Die Ansicht, daß es sich um einen Rückschlag auf die phylogenetisch ältere Zwitterpflanze handelt, ist unbegründet. An einigen Weibchen wurden wenige reinmännliche Blüten gefunden. Durch die veränderten Außenbedingungen werden Substratänderungen erzielt, die andere Anlagen zur Ausbildung von Genohormonen reizen, dagegen den unter normalen Verhältnissen überlegenen das Aktivwerden unmöglich machen oder sie inaktiv werden lassen.

Der Vorgang der Geschlechtsvererbung ist verschieden. Hat eine Art nur eine Geschlechtsform, so liegen die Verhältnisse sehr einfach. Sind verschiedene Geschlechter vorhanden, so ist die Vererbungsweise verwickelter. Die zahlreichen Formen der Diözie, Triözie und Polyözie sind noch so gut wie unerforscht. Nur der so bekannte Typus der Geschlechtertrennung in männliche und weibliche Individuen ist hinreichend untersucht. Getrenntgeschlechtige Arten haben ein heterogametisches Geschlecht. Zwitterbildungen lassen sich entweder auf Außeneinflüsse oder auf eine besondere Ausbildung des Anlagenkomplexes zurückführen. Hat die Art eine Reihe von Geschlechtsbestimmern verschiedener Stärke, so kommen bei Gleichheit der jeweils vorhandenen Valenzen Zwitter zustande. Je mehr Abstufungen vorhanden sind, um so seltener sind die Zwitterbildungen. Die Heterogametie bleibt von dieser Annahme unberührt. Bei manchen Organismen besteht vielleicht auch keine Heterogametie: es ließe sich dann das Auftreten von gleichviel Männchen und gleichviel Weibchen einfach aus den Wahrscheinlichkeitsgesetzen erklären. Bei Annahme einer Anzahl bestimmter Valenzen zweier Komplexe werden, abgesehen von den Zwittern, die in manchen Fällen vielleicht nicht lebensfähig sind, die beiden Geschlechter im Verhältnis 1:1 auftreten. Die verschieden abgestuften Geschlechtstendenzen werden bei manchen polygamen Pflanzen eine Rolle spielen. Auf die Vererbungsweise bei komplizierter Geschlechterverteilung soll nicht eingegangen werden. Im allgemeinen erzeugt jede Geschlechtsform sich selbst. Allerdings müßte bei Selbstbefruchtung im heterogametischen Geschlecht unreiner Formen des heterogametischen Geschlechtes eine Spaltung erfolgen; daß sie meist unterbleibt, wird auf Lebensunfähigkeit der aus Selbstbefruchtung herrührenden Homozygoten zurückgehen. Durch Bastardierung werden bei polygamen Pflanzen verwickelte Zustände geschaffen.

Polygamie findet sich in der Regel bei mehrjährigen Pflanzen; bei ihnen kann sich eine entstehende neue Form leichter und sicherer

erhalten. Bei einjährigen Pflanzen gehen Mutationen viel leichter zugrunde. Die Polyözie und die Diözie hat sich aus diesem Grunde fast nur bei mehrjährigen Pflanzen durchgesetzt. Die Formenmannigfaltigkeit mehrjähriger Arten erklärt sich auf dieselbe Weise. Bei Mercurialis annua, einem einjährigen Diözisten, besteht auch die Möglichkeit, daß die Einjährigkeit erst später entstanden ist. Die Möglichkeit der Erhaltung von Mutationen ist bei Mehrjährigen ganz unverhältnismäßig höher als bei Einjährigen. Geschlechtsvererbung ist die Übertragungsweise der Sexualeigenschaften. Geschlechtsbestimmung ist der Vorgang des Zustandekommens des Sexualanlagenkomplexes; die Geschlechtsbestimmung ist eine zufällige. Bei Geschlechtsbestimmungsbeeinflussung wird durch bestimmte Maßnahmen, durch Beeinflussung der Sporen oder Keimzellen eine Beherrschung der Bestimmung angestrebt. Geschlechtsmodifizierung ist der Versuch, bestimmte Sexualanlagen zu hemmen, andere zu fördern. Die Geschlechtsvererbung sucht den Mechanismus der Übertragung zu erkennen. Die Geschlechtsbestimmung beschäftigt sich mit dem Befruchtungsakt und sucht auf die Geschlechtsentscheidung einzuwirken. Die Geschlechtsmodifizierung ermittelt die Beziehungen zwischen den äußeren Faktoren und den Anlagen.

Die vorliegenden Mitteilungen beschäftigten sich mit der Geschlechtsmodifizierung. Es wurde an zahlreichen Beispielen der Zusammenhang zwischen den Faktoren der Außenwelt und den Anlagen klargelegt. Die Außenfaktoren wirken auf die Einzelfunktionen und damit qualitativ und quantitativ auf die Zusammensetzung der Pflanze ein. Durch Innenreize wird die Erbmasse aktiviert; die Pflanzenstoffe wirken auf die Anlagen als Reiz. Kernanlagen und Zytoplasmaanlagen werden auf diese Art gereizt (es ist wahrscheinlich, daß manche Geschlechtsfaktoren Plasmaanlagen sind). Die Tätigkeit einer Anlage, die Erzeugung von Genohormonen zur Beeinflussung der Entwicklung hängt von bestimmten Stoffen und Stoffmengen der inneren Umgebung ab. Nebeneinander sind die verschiedensten Anlagen, die stets durch einen bestimmten Reiz angeregt werden, tätig; die glatte Abwicklung der Entwicklung ist durch Überordnung und Unterordnung der Anlagen gewährleistet. Bodenernährung und Lufternährung, anorganische Bodenstoffe und organische Assimilate sind für die Anlagenrealisierung von großer Bedeutung. Mit zunehmender Assimilationstätigkeit werden nacheinander die Stoffe erzeugt, welche vegetative, männliche und weibliche Anlagen zu reizen vermögen.

Die Versuche sind noch nicht abgeschlossen; es soll später eingehend über die Ergebnisse berichtet werden.

Seit Jahrzehnten wird Glycine soja (Soja hispida) an verschiedenen Stellen Deutschlands versuchsweise angebaut. Von allen Seiten wird über die vollzogene Anpassung dieser so wertvollen Kulturpflanze Ostasiens berichtet. Es fragt sich nun, ob wirklich eine Änderung der Soja eingetreten ist, so daß mit Recht von einer Anpassung gesprochen werden kann. Was hat sich angepaßt: Art, Rasse, Linie oder Individuum? Jahrelange Anbau- und Züchtungsversuche gaben die Grundlage zur Beurteilung dieser Anpassungsfragen.

Anpassung, ein viel gebrauchtes, häufig falsch verstandenes, nicht selten ein falsch angewandtes Wort — für viele ein Schlagwort. Eine Anpassung ist stets zweckmäßig, der Erhaltung einer Sache dienlich; das Attribut der relativen Nützlichkeit, der Vorteilhaftigkeit ist unbedingt mit dem Begriff Anpassung verbunden. Eine unzweckmäßige Anpassung[1]) kann es deshalb nicht geben. Angepaßt heißt lebensfähig. Anpassungsvorgänge existieren nicht, sondern stellen nur vom Menschen zum besseren Verständnis gemachte Annahmen dar. In der Welt des Geschehens gibt es nur Ursachen und Wirkungen. Wissenschaftlich unangreifbar ist allein die kausale Betrachtungsweise. In den Naturwissenschaften, die sich mit den leblosen Dingen beschäftigen, ist die teleologische Anschauung, obwohl sie da ebenfalls angewandt werden kann, verpönt. Allerdings liegen die Verhältnisse in den organischen Naturwissenschaften etwas anders; hier kann die finale Betrachtung als heuristische Methode wertvoll sein. Die Betrachtung des Teleologen geht rückwärts; er kehrt das wirkliche Geschehen um. Die teleologische Erklärungsweise stellt eine Umkehrung des natürlichen Vorgangs „Ursache — Wirkung" dar; die Wirkung wird zum Zweck, die Ursache zum Mittel für die Erreichung dieses Zweckes. So würde z. B. der Teleologe sagen, das Herz des Münchners paßt sich an das Bier an, während doch eigentlich das Bier als Ursache, das Bierherz als Wirkung zu betrachten ist. Wenn man sich aber der eigentlichen Tatsache bewußt ist, kann man sich unter Umständen der teleologischen Darstellungsweise bedienen. Damit soll jedoch keineswegs dem grob-vermenschlichenden Vitalismus, welcher der Pflanze Willenshandlungen zuschreibt, die Berechtigung zuerkannt sein. Ganz falsch ist es, überall nur Zweckmäßigkeit zu sehen; es gibt Zweckwidriges genug. Bei den Anpassungen handelt es sich nun entweder um einen Vorgang, ein

1) Vgl. hierzu: C. Detto, Die Theorie der direkten Anpassung, Jena 1904; O. Hertwig, Das Werden der Organismen, Jena 1916; C. Holtermann, Der Einfluß des Klimas, Leipzig 1907; W. Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre, Jena 1913.

Anpassen, eine Ökogenese, oder um einen Zustand, ein Angepaßtsein, einen Ökologismus. Für uns kommt das Anpassen an klimatische Verhältnisse (das Akklimatisieren) und das Angepaßtsein an diese Bedingungen (die Akklimatisation) in Betracht. Durch welche Ursache wird der Anpassungszustand erreicht?

Lamarck stellte die Hypothese auf, daß durch Umänderung in der Umwelt die Bedürfnisse der Tiere sich ändern und die neuen Wünsche eine Änderung oder Neubildung veranlassen. So haben wir hier den Begriff der Zweckursache, ein teleologisches Prinzip, das psychisch zu erklären ist. Bei den Pflanzen soll nach Lamarck eine unmittelbare Umbildung durch die Außenwelt zustande kommen; ihnen wird die Fähigkeit zu zweckmäßiger Reaktion zugeschrieben. Unter dem Einfluß der Lebenslageänderung erwirbt der Organismus eine neue Eigenschaft, die erblich sein soll. Für die Vererbung erworbener Eigenschaften sind noch keinerlei einwandfreie Beweise erbracht worden. Darwin nahm an, daß der Konkurrenzkampf der Lebewesen eine allmähliche Veränderung der Arten bewirkt. Durch Auslese zufälliger Variationen wird eine indirekte Anpassung veranlaßt. Bei Darwin ist die zweckmäßige Ursache ausgeschaltet; durch ständige Auslese, durch Summierung kleiner Änderungen von Selektionswert wird allmählich eine Artänderung herbeigeführt. Aber der Einwand, daß durch Auslese nichts Neues geschaffen werden kann, ist berechtigt. Die Auslese ist ein Sieb, in dem das Unbrauchbare hängen bleibt, die Auslese ist ein Richter über Leben und Tod, aber kein Schöpfer. Sie erzeugt nichts Neues, sondern verändert nur die Zusammensetzung eines aus ungleichartigen Elementen bestehenden Gemisches. Die Vererbungsforschung, die im Laufe der letzten zwei Jahrzehnte sich mächtig entwickelte, hat auf Grund zahlreicher einwandfreier Ergebnisse eine weitgehende Kritik an den bisherigen Anpassungstheorien üben können. Sie hat erkannt, daß die von Lamarck gemachte Annahme psychischer Momente bei der Deutung der organischen Zweckmäßigkeit ebenso unhaltbar ist wie die Auffassung von der Erzeugung neuer Organismen durch Auslese. Neue Formen entstehen durch Anlagenänderung, die auf Bastardierung (Neukombinationen) oder auf besondere noch unbekannte Ursachen (Mutationen) zurückzuführen sind; die Umwelt kommt als auslesender, bei der Mutation vielleicht auch als auslösender Faktor in Betracht.

Ein Urteil über Anpassungen ist nur möglich, wenn völlige Klarheit über den Artbegriff herrscht. Die Art ist eine Abstraktion, ein Begriff, den der Mensch gebildet hat, um sich in der ungeheuren Anzahl der lebenden Individuen zurechtzufinden. Genau so wenig wie die höheren

systematischen Einheiten (Reich, Stamm, Klasse, Reihe, Familie) existieren, so wenig auch die Art. Es entsprechen dem Begriff Art jedoch gewisse reale Individuenkomplexe. Eine Art ist die Summe von Individuen, die in den wichtigsten Merkmalen übereinstimmen und durch Zwischenformen verbunden sind. Da aber die Ansicht über die Wertigkeit der Merkmale eine rein subjektive ist, wird es natürlich häufig verschiedene Auffassungen über die Artgrenzen geben. Für die Systematik ist der Artbegriff ein unentbehrliches Hilfsmittel; für sie sind die Untergruppen im allgemeinen bedeutungslos. Eine Art besteht nun nach der Befruchtungsweise aus Homozygoten (Gleichlingen) oder aus Heterozygoten (Mischlingen), je nachdem Autogamie (Selbstbefruchtung) oder Xenogamie (Fremdbefruchtung) vorkommt. Bei den Naturpflanzen hat man keine weitere Aufteilung der Art vorgenommen, sondern nur besonders auffällige Individuen als Varietäten oder Formen bezeichnet. Für die Kulturpflanzen und für wissenschaftliche Untersuchungen ist aber eine genaue Gruppierung der Individuen einer Art erforderlich. Die beiden folgenden Schemata geben das Artbild bei Selbstbefruchtung und bei Fremdbefruchtung wieder.

Fremdbefruchter								Selbstbefruchter							
Art								Art							
Unterart				Unterart				Unterart				Unterart			
Rasse		Rasse		Rasse		Rasse		Rasse		Rasse		Rasse		Rasse	
Sippe	Sippe	Sippe	Sippe	Sippe	Sippe	Sippe	Sippe	Linie	Linie	Linie	Linie	Linie	Linie	Linie	Linie
Individuen: Heterozygoten, Linienmischlinge.								Individuen: Homozygoten, Linienvertreter.							

Die Art einer selbstbefruchtenden Pflanze ist die Summe aller bestehenden Linien; die Art einer fremdbefruchtenden Pflanze die Summe aller der auf Grund der vorhandenen Anlagen möglichen Kombinationen.

$$A_s = L_1 + L_2 + L_3 + \ldots\ldots\ldots L_n$$
$$A_f = K_1 + K_2 + K_3 + \ldots\ldots\ldots K_n$$

So besteht also die selbstbefruchtende Art aus einer bestimmten endlichen Zahl von Linien, die fremdbefruchtende dagegen aus einer unendlichen großen Zahl von Kombinationen (Poly- bis Mono-Hybriden, ganz wenig Homozygoten). Da aber beide Befruchtungsarten auch nebeneinander vorkommen, so ist das Artbild häufig sehr verwirrt. Bei Autogamie findet man Linien, bei Xenogamie Linienmischlinge. Der Erfolg der Selbstbefruchtung kann auch durch ständige Inzucht erreicht werden. So stellt die Art in den meisten Fällen ein buntes

Gemisch von verschieden abgestuften Heterozygoten und verschwindend wenigen (praktisch=null) Homozygoten dar. Während wir bei den Autogamen als Einheit die homozygotischen Linien betrachten können, müssen wir bei den Xenogamen die Einheit in dem fast stets heterozygotischen Individuum erblicken. Bei Isolierung oder geminderter gegenseitiger Unfruchtbarkeit kann es bei Fremdbefruchtung zu einer deutlichen Sippenbildung oder der Abspaltung einer Linie kommen. Die Linien der autogamen und die Individuen der xenogamen Arten sind das Lebende. Bei der Soja liegt nun der Fall sehr einfach, da wir es mit einem obligaten Selbstbefruchter zu tun haben[1]). Individuen mit völlig gleicher genotypischer Konstitution, die jedoch unter dem Einfluß der Außenwelt verschiedene Erscheinungsformen (Phänotypen) haben, bilden einen Biotypus, eine Linie. Die Art ist also ein Gemisch von Linien, die nebeneinander leben. In ihrer Gesamtheit bilden diese Sojalinien die Art Glycine soja. Die konstanten Linien, die von erblich gleichen homozygotischen Individuen gebildet werden und eine konstante Nachkommenschaft haben, sind das Reale, das Lebende der Soja-Art. Weil das Anpassungsproblem niemals für die Individuen, Linien, Sippen, Rassen, Arten und alle höheren Einheiten streng durchgedacht worden und stets die Anpassung der Art in den Vordergrund gestellt worden ist, konnte niemals völlige Klarheit geschaffen werden. Von dem Wirklichen müssen wir ausgehen. Welche Veränderungen sind an den Individuen der Soja-Art unter der Einwirkung klimatischer Faktoren vor sich gegangen? Das Anpassen eines Individuums an neue Verhältnisse könnte durch unmittelbare, die Existenz sichernde, also gleichsam zweckmäßige Reaktion erfolgen. Diese Annahme gründet sich auf die Vererbung erworbener Eigenschaften. Vererbt wird stets eine bestimmte Reaktionsnorm, d. h. die Fähigkeit, auf die Außenfaktoren in bestimmter Weise zu reagieren. Diese Reaktionsweise wird stets durch bestimmte Faktoren-Konstellationen ausgelöst. Die Außenwelt beeinflußt die Einzelfunktionen der Pflanze; es resultiert infolge der Ernährungsbedingungen eine bestimmte Zusammensetzung des pflanzlichen Substrates, dieses wirkt auf die Anlagen als Reiz und bringt sie zur Erzeugung von Genohormonen. Die Formen, die unter verschiedenen Bedingungen zustande kommen, die Modifikationen, sind Erscheinungsformen. Da die durch Klimaänderungen bewirkte Abänderung eines Individuums eine Modifikation darstellt, ist sie nicht erblich. Durch den ungewöhn-

1) Die an anderen Orten vereinzelt beobachteten Fälle von Fremdbefruchtung (0,1—1%) zeigten sich hier auch in Mischsaaten nicht (kein Insektenbesuch).

lichen Vorgang des Klimawechsels ist die Harmonie zwischen Umgebung und Organismus gestört; aber meist wird infolge der bereits vorhandenen Fähigkeit des Lebewesens ein neues Gleichgewicht hergestellt. Jeder Organismus verfügt über eine große Anzahl von Fähigkeiten, die infolge der fehlenden Auslösungsmöglichkeit nicht in die Erscheinung treten. Eine große Zahl von Reaktionsnormen schlummern im Organismus, die im gegebenen Fall zur Wirkung kommen. Die typische Entwicklung einer jeden Pflanze ist nur eine von den vielen Entwicklungsmöglichkeiten. Ein neuer Phänotypus erscheint, der Genotypus bleibt unverändert. So haben alle Sojapflanzen eine gewisse phänotypische Änderung angenommen, genotypisch sind sie unverändert geblieben. Wenn die Pflanzen morphologisch und physiologisch verändert erscheinen, nicht so stark verzweigt sind, in etwas geringerem Maße blühen, weniger Samen erzeugen, einen geringeren Fettgehalt der Samen aufweisen, einen anderen Entwicklungsrhythmus haben, so handelt es sich stets um phänotypische Veränderungen. Alle diese neuen Merkmale sind nicht erblich; sie verschwinden mit dem Aufhören des bewirkenden Faktorenkomplexes (Klima). Es sind eben nur Modifikationen, Erscheinungsformen, hervorgerufen durch bestehende Fähigkeiten der Erbmasse. Es liegt kein Anpassen, keine Ökogenese vor; es ist ein scheinbares Anpassen, eine Pseudoökogenese. In Wirklichkeit wird eine bestehende Reaktion ausgelöst. Man kann ja, wenn man will und auf die Gesetze der Logik verzichtet, von einem Angepaßtsein sprechen. Infolge vorhandener Fähigkeiten vermag die Pflanze in einem anderen Milieu zu leben; sie hat eine hohe Plastizität. Das Individuum hat zufällig die Fähigkeit, unter anderen Klimabedingungen zu leben, es macht keinen Anpassungsvorgang durch. Je mehr ein Einzelwesen Fähigkeiten hat, um so größer ist die Möglichkeit des Existierens unter anderen Außenbedingungen. Je größer also seine Modifikabilität ist, um so sicherer wird es existenzfähig sein. Die Soja-Art oder wenigstens einige Linien besitzen nun im hohen Grade diese Eigenschaft; sie vermögen auch mit weniger Wärme und Licht die volle Entwicklung zurückzulegen. Allerdings haben nicht alle Linien diese Fähigkeit in gleich hohem Maße. Da die Linien aus völlig erbgleichen Individuen zusammengesetzt sind, kann man bei autogamen Pflanzen statt von dem Individuum von der Linie ausgehen. Individuen von Linien mit großer Klima-Modifikationsbreite werden sich als besonders existenzfähig erweisen. Zeichnet man die Ertragskurven zweier Sojalinien, die in verschiedener Weise auf Wärme reagieren, so werden die Verhältnisse ohne weiteres klar. Ertragskurven bei verschiedenen mittleren Temperaturen geben ein deut-

liches Bild. Die Linie a hat eine große Wärme-Modifikationsbreite; sie besitzt die Fähigkeit, innerhalb von 10—30 Grad mittlerer Temperatur gut zu gedeihen. Die Linie b hat eine kleine Wärme-Modifikationsbreite; sie vermag nur bei Temperaturen zwischen 15 und 25 Grad ihre Entwicklung zurückzulegen. Die Ordinate zeigt in Prozenten die Ertragshöhe bei verschiedenen Wärmebedingungen. Die Linie a wird bei uns eine kaum nennenswerte Ertragseinbuße erleiden; anders dagegen die Linie b. Bei Herabdrückung der Wärme um 2 Grad vom Optimum wird die Linie a noch 90%, die Linie b nur noch 30% der optimalen Ertragshöhe liefern. Individuen von Linien mit großer Modifikationsbreite können also einen Klimawechsel ohne merkbare Schädigungen vertragen. Sie verändern sich aber nicht genotypisch. So besitzen also bestimmte Sojalinien eine hohe Plastizität, d. h. die Fähigkeit, unter stark abweichenden Bedingungen annähernd gleich gut zu gedeihen. Es herrscht ein weiter Spielraum, innerhalb dessen die Klima-Modifikationen liegen. Aber es muß festgehalten werden, daß die Grenztemperaturen ebenso wie das Optimum, also alle Kardinalpunkte, konstant sind. Sie sind genotypisch festgelegt. Die geringen Schwankungen, die von der Disposition des Individuums abhängen, berühren in keiner Weise diese erbliche Fixierung. Eine Linie mit hoher Plastizität, großer Modifikationsbreite vermag sich über ein weites Areal auszudehnen. Je größer die Modifikationsbreite, um so größer das Verbreitungsgebiet. So gibt es Pflanzen, die infolge dieser Eigenschaft fast über die ganze Erde verbreitet sind (Weltbürger). Für die meisten Pflanzenindividuen besteht aber eine optimale Existenzzone, die von einem infraoptimalen und einem supraoptimalen Gebiet, in dem das Leben noch möglich ist, umgeben ist. Außerhalb ist jegliches selbständige Leben unmöglich. Aber über dieses natürliche Gebiet hinaus kann eine Pflanze noch künstlich verbreitet werden; wenn sie auch selbständig bald der Ausrottung anheimfiele, so vermag sie doch unter dem Schutz des Menschen zu gedeihen. Das natürliche Verbreitungsgebiet ist von den künstlichen Verbreitungszonen begrenzt. Die Kulturpflanzen werden fast alle außerhalb ihres natürlichen Gebietes gebaut; die Größe des künstlichen Verbreitungsgebietes hängt von der Modifikationsbreite und der Variationsbreite, der individuellen Plastizität und der Vielgestaltigkeit der Art ab. Der Lamarckismus verlangt eine direkte somatische Änderung, die eine Veränderung der Vererbungssubstanz hervorruft. Der äußere Reiz verändert den Körper, dieser wiederum wirkt auf das Keimplasma ein. Die Möglichkeit einer solchen Übertragung muß angezweifelt werden. Bei einem solchen Übertragungsakt kann es kaum

zu einer vollen Harmonie zwischen Erbmasseveränderung und Körperveränderung kommen. Diese sekundäre Veränderung des Anlagematerials ist durch kein positives Versuchsergebnis belegt. Eine direkte zweckmäßige erbliche Anpassung als Folge einer Wechselwirkung zwischen Organismus und Umgebung ist noch niemals nachgewiesen. Es gibt also keine direkte Anpassung, da eine nützliche Reaktion als Antwort auf neue Außenbedingungen sich in keiner Weise erblich gezeigt hat. Weder bei Tieren noch bei Pflanzen ist dieser Vorgang der Erwerbung und Vererbung einer neuen Eigenschaft (somatische Induktion, Korporalinduktion) sichergestellt. Nehmen wir an, daß eine Parallelinduktion, eine gleichzeitige Beeinflussung von Soma und Keimplasma eintritt, so liegt keine Erwerbung einer Eigenschaft vor, sondern eine gleichzeitige Veränderung von Erbsubstanz und Körper. Aber auch für diese Möglichkeit der Individuenänderung existieren keine Beweise. Es ist wohl am wahrscheinlichsten, daß es sich bei wirklichen Veränderungen unter äußeren Einflüssen um eine Beeinflussung der Erbsubstanz (Germinalinduktion) handelt; der Körper nimmt den Reiz auf und leitet ihn zur Erbmasse. Es tritt eine Veränderung der Erbsubstanz und indirekt eine somatische Abänderung ein. Erst muß zu einer Eigenschaft die Anlage da sein. Die sichtbaren Charaktere sind niemals von der Umwelt direkt geschaffen; die Außenfaktoren haben nur die Entwicklung einer Anlage, die Entfaltung einer bestehenden Erbeigenschaft ausgelöst. Jede Habituserscheinung ist durch eine Anlage bedingt. Niemals kann die Eigenschaft das Primäre, die Anlage das Sekundäre sein. Die Veränderung der Erbmasse eines Individuums ist eine Mutation. Das Auftreten einer lebensfähigen, zufällig der Umgebung angepaßten Form, einer dauerfähigen Mutante ist unbestritten. In der geschlechtlich erzeugten Nachkommenschaft treten Einzelwesen auf, die heterozygotisch oder homozygotisch mutiert sind, d. h. es hat sich in dem Genenbestand der mütterlichen oder väterlichen Sexualzelle oder beider zugleich eine Veränderung vollzogen. In anderen Fällen entstehen vegetative Mutationen. Es verändern sich die Erbanlagen vegetativer Komplexe; auch sie können homozygotisch oder heterozygotisch sein. Da die Mutationen oft zunächst nicht deutlich in die Erscheinung treten, bleiben sie nicht selten unbemerkt. Nur der Teil der Mutationen, der ein zufällig besseres Angepaßtsein an die neuen Verhältnisse besitzt, ist wertvoll. Aber bis jetzt ist es noch nicht gelungen, mit einwandfreiem reinen Material unter dem Einfluß bestimmter Außenfaktoren eine Genotypenänderung, eine Mutation zu erzielen. Es sind von mir bei der Soja eine Reihe von sprunghaften

Abänderungen beobachtet worden; diese können aber keineswegs als Anpassungstypen, also als Formen, die sich in zweckmäßiger Weise an das deutsche Klima angeglichen haben, bezeichnet werden. Ganz gleichgültige Eigenschaften (Samenfarbe) sind verändert. Es wäre nun möglich, daß die Klimafaktoren diese Änderungen verursacht haben, daß also eine induzierte und keine autonome Mutation vorliege. Aber auf keinen Fall handelt es sich um eine durch die klimatischen Faktoren bewirkte, bestimmt gerichtete Genotypenänderung (adaptive Mutation). Da bis jetzt für keinen sprunghaft auftretenden neuen Biotypus eine äußere Ursache festgestellt wurde, so ist die Mutation eine durch innere Ursachen bewirkte, eine autonome. Induzierte (durch einen äußeren Faktor ausgelöste) Mutationen und adaptive (durch einen äußeren Faktor ausgelöste und zweckmäßig gerichtete) Mutationen sind noch unbekannt. Die Mutation ist ein Zufallsgebilde; sie kann zweckmäßig oder unzweckmäßig, der Selbsterhaltung dienlich oder undienlich sein. Wenn sie zufällig zweckmäßig ist, darf sie als Anpassungsform bezeichnet werden. Bei den Fremdbefruchtern kann außerdem auf eine andere Weise ein Anpassungszustand zustande kommen, nämlich durch eine zufällig zweckmäßige Neukombination. In der Nachkommenschaft entsteht eine neue Genenkombination, die zufällig zweckmäßig ist (die Zahl der Kombinationen bei obligaten Fremdbefruchtern ist ja unendlich groß); sie bleibt unter besonderen Umständen (Isolierung, Homozygotie) erhalten. Eine Erwerbung einer Eigenschaft unter Einwirkung der Außenwelt kommt nicht vor, es kann das beobachtete Anpassen eines Organismus nur auf die Modifikabilität oder auf das Auftreten einer zufällig zweckmäßigen Mutation oder Neukombination zurückgeführt werden. Für eine Adaption (erhaltungsfähiger, durch somatische Induktion bewirkter neuer Biotypus) fehlt zurzeit jedes Beispiel. Das Postulat des Lamarckismus, Vererbung erworbener Eigenschaften, hat sich durch die Ergebnisse der Genetik der experimentellen Vererbungsforschung als unhaltbar erwiesen. Auch bei allen bisherigen Sojaversuchen unter veränderten Klimaverhältnissen konnte bis jetzt keine Adaption festgestellt werden; überall sind es nur Modifikationen, Erscheinungsformen auf Grund vorhandener Anlagen.

Man kann die Veränderungen (Modifikationen) der Soja in unserem Klima einfach auch als durch die Außenwelt bewirkte Hemmungsformen betrachten. Die geringere Wärme veranlaßt eine direkte Hemmung der Entwicklung. Es wird nicht ein bestimmter Rhythmus ausgelöst, sondern die Außenfaktoren greifen unmittelbar in die Entwicklungsvorgänge ein. Das Wachstum verläuft infolge der geringeren Intensität

der Außenreize langsamer. Auch kann man annehmen, daß die Vegetationsperiode durch direkte Klimawirkung eingestellt wird und korrelativ dann eine Blüten- oder Fruchtbeeinflussung erfolgt. Aber man muß immer bedenken, daß die äußeren Faktoren stets eine nicht erbliche Veränderung herbeiführen.

Die Art wird indirekt angepaßt infolge ihrer Vielgestaltigkeit, ihrer Variabilität. Je größer die Verschiedenartigkeit innerhalb einer Art ist, desto größer ist die indirekte Anpassungsfähigkeit, die Möglichkeit, unter den verschiedensten Umständen zu leben. Eine Art, die über eine große Zahl von Linien oder unendlich viel Kombinationstypen verfügt, besitzt die Fähigkeit zu sehr weiter Verbreitung. Auch die Soja muß als eine äußerst variable, d. h. linienreiche Art gelten. Die große Variationsbreite der Soja-Art, die große Zahl der unter dem Einfluß der klimatischen Faktoren verschieden reagierenden Linien erlaubt der Soja die Besiedelung eines weiten Areals. Die Variabilität ist also die Ursache des indirekten Anpassens, die Klimafaktoren die Veranlassung dieses Vorgangs.

Nach Schübeler (Die Pflanzenwelt Norwegens, Christiania 1873 bis 1875, und Die Kulturpflanzen Norwegens, Christiania 1862) soll bei Getreidearten eine direkte Anpassung bei Klimawechsel vor sich gehen. In nördliche Gegenden oder in höhere Lagen versetzt, verkürzen die Pflanzen ihre Vegetationsperiode. Von Jahr zu Jahr erfolgt die Reife früher. In das südliche Gebiet zurückversetzt, bleibt dieser Anpassungszustand mehrere Jahre erhalten. So sollen sich die Getreidearten den Verhältnissen des Kulturortes direkt anpassen und die erworbenen Eigenschaften bis zur Zeit eines neuen Anpassens beibehalten. Die Versuche Schübelers sind ohne jede Beweiskraft für die Erwerbung und Vererbung einer neuen Eigenschaft. Schübeler arbeitete mit Populationen (Liniengemischen, Sippengemischen). Durch natürliche Auslese wurde eine Veränderung des Gemisches herbeigeführt, eine Veränderung der Linien oder Individuen trat durch den Klimawechsel nicht ein. Die Zusammensetzung der Population veränderte sich, es kam nichts Neues hinzu, es wurde nichts erworben. Die Art variiert, d. h. sie setzt sich aus einer großen Anzahl erblich verschiedener Formen zusammen. Und diese Variabilität der Art ist die Ursache des Gelingens der Schübelerschen Versuche. Je größer die Variationsbreite eines Gemisches ist, d. h. je formenreicher, um so sicherer müssen Akklimatisationsversuche gelingen. Während bei einem Selbstbefruchter die Zahl der Linien maßgebend ist, nimmt bei einem Fremdbefruchter die Anpassungsfähigkeit mit der Zahl der

Kombinationsmöglichkeiten zu. Eine wirkliche Veränderung kann man nur beweisen, wenn man von einer Pflanze ausgeht, mit reinen Linien arbeitet. Aber in reinen Linien läßt sich unter dem Einfluß einer Milieuänderung eine erbliche Veränderung nicht feststellen. Es entsteht eine modifizierte Form, die aber in keiner Weise erblich ist. Das Gemisch wird passiv angepaßt. Durch natürliche Auslese geht in einem Gemisch erblich verschiedener Linien eine allmähliche Veränderung vor sich. Schlecht gedeihende Linien erzeugen wenig Samen, werden deshalb von Jahr zu Jahr seltener und verschwinden früher oder später. Die brauchbaren Linien werden mehr und mehr überwiegen und alle nicht passenden völlig verdrängen. Je bunter das Gemisch, um so größer die Möglichkeit des Anpassens. Die Linien reifen zu verschiedenen Zeiten; die spätreifenden werden in kühleren Gebieten ausgemerzt. Die Linie als solche hat sich nicht genotypisch verändert. Sie besitzt entweder die Fähigkeit, unter veränderten Bedingungen reichlich Samen zu erzeugen, oder sie besitzt die Fähigkeit nicht. Sie erwirbt keine Eigenschaft, sondern sie hat sie bereits. Sie ist von vornherein geeignet. So ist es mit vielen Sojalinien. Sie haben in keiner Weise Neues erworben, sondern sie waren bereits geeignet, bei geringerer Wärme ihre volle Entwicklung zurückzulegen, unter der Klimaeinwirkung einen anderen Entwicklungsrhythmus einzuschlagen. Die Art Soja, dieses Gemisch aus vielen morphologisch und physiologisch verschiedenen Linien, besitzt natürlich eine verhältnismäßig kleine Zahl von Linien, die bei uns voll existenzfähig sind. Hat nun der Versuchsansteller mit einem solchen Gemisch, das völlig gleich ausgesehen haben kann, aber physiologisch unterschiedliche Linien vereinigte (Schnellwüchsigkeit, Langsamwüchsigkeit) gearbeitet, so hat sich durch die natürliche Zuchtwahl, durch den Kampf ums Dasein eine Ausmerzung der ungeeigneten Linien vollzogen. Aber in vielen Fällen hat das Wort Anpassen überhaupt keine Berechtigung, da der Züchter von einigen Samen einer Linie ausging. Das Gemisch, die Ausgangspopulation hat sich indirekt durch negative Auslese verändert; so darf von einer indirekten Anpassung des Ausgangsgemisches die Rede sein. Aber von einem indirekten Anpassen und einem indirekt erreichten Anpassungszustand der Art Soja zu sprechen, ist vollkommen verkehrt; denn die Art Soja ist unverändert geblieben, sie ist immer noch dasselbe unveränderte Gemisch aller auf der Erde existierenden Sojalinien. Da die deutsche Art Soja allerdings von der Gesamtart Soja in zweckmäßiger Weise verschieden ist, kann man sie als angepaßt bezeichnen. Aber zu diesem Zweck müßten alle wirklich

in Deutschland gedeihenden Sojalinien festgestellt werden; denn die Lokalart Soja würde die Summe aller in Deutschland lebensfähigen Linien umfassen müssen. Deshalb können wir bis jetzt nur von einigen angepaßten Liniengemischen einzelner Züchter sprechen. Der durch Ausmerzung der in unseren Breiten unbrauchbaren Linien bewirkte indirekte Anpassungszustand ist nur bei Verwendung von Populationen, von Gemischen erblich ungleicher Individuen möglich. Es ist natürlich gleichgültig, ob die negative Auslese, die Beseitigung der Untauglichen noch durch Maßnahmen des Züchters verstärkt und beschleunigt worden ist. Auch die positive Auslese des Züchters, das Aussuchen der Passendsten, das am schnellsten zum Ziel führt, hat dieselbe indirekte Wirkung. Bei Fremdbefruchtern geht die Auslese langsamer vor sich; allmählich werden die ungünstigen Kombinationen verschwinden. So können wir bei der Soja also höchstens von angepaßten Lokalgemischen (Sorten) sprechen. Soja-Art und Soja-Rassen sind unverändert. Es ist zwischen dem Begriff Art = Summe aller Linien und Lokalart = Summe aller lokal lebensfähigen Linien zu unterscheiden. Die Art wird indirekt in ihrer Zusammensetzung infolge ihrer Verschiedenartigkeit, ihrer Variabilität verändert. Das direkte Anpassen ist nur bei dem Individuum möglich; denn es allein lebt Bei Gemischen, seien es nun Liniengemische, Rassen oder Arten, kommt nur ein indirektes Angepaßtwerden in Frage. Wie kann denn eine Art, ein Gebilde, das gar nicht existiert, ein Begriff unmittelbar sich verändern? Die Umwelt wirkt doch nicht direkt auf die Arten, sondern auf die Individuen ein. Bei allen Versuchen, in denen man bei einer Art die Vererbung erworbener Eigenschaften nachgewiesen glaubte, hat man vielmehr nur den Beweis der indirekten, durch Auslese bewirkten Anpassung einer Population erbracht.

Die Beobachtungen, wie sich nordische Pflanzen in südlichen Gebieten verhalten, widersprechen sich. Die einen melden eine Verkürzung und ein Vorauseilen, die anderen eine Verlängerung der Vegetationsperiode und ein Zurückbleiben gegenüber den ansässigen Pflanzen derselben Art. Nordische Pflanzen haben eine kurze Vegetationsperiode; sie werden deshalb in einem südlicheren Land schneller als die ansässigen Pflanzen derselben Art wachsen. Aber allmählich wird sich bei der Versuchspopulation von Jahr zu Jahr eine Verlängerung der Vegetationsperiode infolge Auslese vollziehen. Spätreifende, ertragsreiche Linien werden das Übergewicht gewinnen. Es liegt ein natürlicher Auslesevorgang vor; je vielgestaltiger das Ausgangsgemisch ist, um so sicherer ist das Auftreten geeigneter Linien oder Individuen. Eine Veränderung

der Art oder der Untergruppen liegt im allgemeinen nicht vor. Umgekehrt ist es mit der Versetzung von südlichen Pflanzen in kühlere Zonen. Die ursprünglich lange Vegetationsperiode wird verkürzt; die versetzten Pflanzen reifen später als die ansässigen. Aber hier wird allmählich eine Veränderung, Verkürzung der Vegetationsperiode bei Verwendung eines günstigen Gemisches eintreten. Es muß als Regel betrachtet werden, daß Nordpflanzen, nach Süden versetzt, ihre Vegetationsdauer verkürzen und den aus Süden eingeführten und den einheimischen Vertretern derselben Art vorauseilen; ebenso daß Südpflanzen, nordwärts gebracht, ihre Vegetationsperiode verlängern und hinter den einheimischen und den aus Norden eingeführten zurückbleiben. Aber da die Art im Norden und Süden Individuen mit längerer und kürzerer Vegetationsperiode besitzt, so könnte es zu widersprechenden Versuchsergebnissen kommen, wenn Vertreter verschiedener erblicher Anlagen zusammentreffen. Die Kardinalpunkte der Einzelfunktionen einer Art sind innerhalb bestimmter Grenzen verschiebbar, weil eben die Art sich aus einer großen Reihe verschiedener Individuen zusammensetzt. Es handelt sich also nicht um eine wirkliche Verschiebung der Kardinalpunkte bei den Individuen, wie von mancher Seite angenommen wird; die Art-Variabilität ist die Folge des Schwankens. Je größer dieses Schwanken ist, um so größer ist die Verbreitungsmöglichkeit. Pflanzen der Art, können in abweichende Klimaverhältnisse gebracht, ohne Schaden zu erleiden, gedeihen; die Art ist in hohem Grade „akklimatisationsfähig". Die Kardinalpunkte eines Individuums sind natürlich nicht völlig konstant; die individuellen Kardinalpunkte schwanken, sinken oder steigen je nach der Disposition des Einzelwesens (Ermüdung, Stimulierung). Bei vielen Sojalinien haben wir es nun mit Pflanzen zu tun, bei denen eine günstige Lage der Kardinalpunkte vorliegt. Sie können deshalb in unserem Klima gedeihen. Die Kardinalpunkte der Linien, die ja als eine erbliche Eigenschaft zu betrachten sind, erfahren keine Verschiebung. Allerdings wird es wohl nie zu einer vollkommenen Anpassung kommen, da die Kardinalpunkte auf ein anderes Klima eingestellt sind, da es nur ein Optimum gibt. Dieses ökologische Optimum ist das Mittel aus den Optima aller Einzelfunktionen. So ist es möglich, daß durch eine Milieuänderung einige Funktionen begünstigt werden und infolge Begünstigung wichtiger Funktionen eine annähernd optimale Wirkung erzielt wird.

Indirekt ist auch die Veränderung eines Gemisches, wenn nicht etwas Unbrauchbares ausgetilgt wird, sondern wenn etwas Neues hinzukommt. Entsteht also zufällig oder unter dem gerichteten Einfluß der

Außenwelt ein neuer zweckmäßiger Biotypus, so tritt ebenfalls eine direkte Veränderung der Art ein. Durch Vernichtung wird der Umfang des Artbegriffes kleiner, der Inhalt größer, durch Zunahme wird der Umfang größer, der Inhalt kleiner. Wie dieser neue Biotypus zustande kommt, ob als Mutation oder Neukombination, ist eine Angelegenheit des Individuums, nicht des Individuengemisches. Die Art ist dann indirekt verändert, wenn neue Biotypen hinzukommen oder alte ausgemerzt werden.

Die Genetik hat die Grundlage des Darwinismus und Lamarckismus beseitigt und hat der Bedeutung der Selektionslehre, der Hypothese der direkten Anpassung jede Stütze genommen. Mutationen und Neukombinationen unter dem auslesenden Einfluß der Außenwelt bedingen die Veränderungen der Organismen. Die Anpassung des Individuums geht auf direktem, die der Art auf indirektem Wege vor sich. Es gibt keine Vererbung erworbener Eigenschaften und damit keine Adaption, d. h. eine durch somatische Induktion (Korporalinduktion) bewirkte erbliche Neuform. Es existiert auch kein direktes Anpassen einer Art; nur ein individuelles Anpassen, eine unter dem Einfluß der Außenwelt bewirkte Anlagenänderung (adaptive Mutation) könnte in Frage kommen; aber bis jetzt haben sich die Mutationen stets als autonom, nicht als induziert oder adaptiv erwiesen. So würde eine Mutation nur eine Zufallsanpassung (Gelegenheitsanpassung) sein können. Ebenso würde eine zweckmäßige Neukombination als ein Zufallsgebilde zu bezeichnen sein. Ein indirektes Angepaßtwerden eines Gemisches geschieht durch passive oder aktive Auslese; damit hat aber die Art = Summe aller Linien (Individuen) keine Veränderung erlitten. Es ist eben nur durch die Natur oder durch den Züchter lokal eine Isolierung der brauchbaren Linien (Individuen) bewirkt worden. Lokalart und Gesamtart sind streng auseinanderzuhalten. Bestimmte Sojalinien sind in hohem Grade unempfindlich gegen klimatische Einflüsse, sie haben eine große Klimamodifikationsbreite. Große Modifikationsbreite bewirkt große individuelle Anpassungsfähigkeit. Direktes Anpassen durch Erwerbung einer neuen Eigenschaft (direkte Anpassungsform = Adaption) kommt bei der Soja nicht vor. Durch Mutationen wurde ebenfalls noch kein neuer Soja-Biotypus erzeugt, der als zufällig zweckmäßig bezeichnet werden darf. Die natürliche Auslese bewirkt ein Überleben des Passendsten; durch künstliche Auslese (positive = Aussuchen der Brauchbaren, negative = Aussuchen der Unbrauchbaren) wird der Vorgang des indirekten Anpassens beschleunigt. Da die Soja-Art sehr reich an Linien ist, die unempfindlich gegen klimatische Einflüsse sind,

besitzt sie eine große Klima-Variationsbreite. Die zu den Versuchszwecken verwandten zufälligen Gemische haben sich angepaßt; so kann mit Recht also von angepaßten Sojagemischen (Sorten) gesprochen werden. Die Art ist durch die Änderung der Zusammensetzung dieser örtlichen Gemische in keiner Weise berührt; wenn dagegen auf der ganzen Erde eine oder mehrere Linien aussterben, dann hat sich die Art verändert. Die Variationsbreite (Verschiedengestaltigkeit der Art) und die Modifikationsbreite (Mannigfaltigkeit der individuellen Reaktionsnormen) sind die wichtigsten Ursachen der bei Klimawechsel beobachteten Anpassungsvorgänge und Anpassungszustände. Ein aktives Sich-Anpassen, bei welchem der Organismus einen Reiz empfindet, seinen Körper darnach formt und dann sekundär seine Anlagen verändert, so daß nach Aufhören des Reizes die Nachkommenschaft die Veränderung noch zeigt, ist nirgends festzustellen. In der Hauptsache handelt es sich stets um ein passives Angepaßtwerden; entweder indirekt durch Veränderung eines Gemisches oder vielleicht auch direkt durch Veränderung der Erbmasse eines Individuums.

Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule
Bonn-Poppelsdorf.

29. Juni 1924.

Über die Kletterhaken einer brasilianischen Apocynacee.

Von **H. Ross**, München.

Mit Tafel VI.

Unter den Pflanzen, welche Dr. Ph. von Luetzelburg 1910—1922 in Brasilien sammelte und deren Bearbeitung von München aus in die Wege geleitet wurde, findet sich eine typische, mit langen und dünnen Sproßachsen und schwachem Windevermögen ausgestattete Kletterpflanze aus der Familie der Apocynaceen; dieselbe trägt die Nummer 7155 und ist eine neue Art, Dipladenia Luetzelburgii Ross et Markgraf [1]).

Die Pflanze wurde im Februar 1917 auf einer größeren Reise durch den Staat Espirito Santo gesammelt, einem der wissenschaftlich am wenigsten bekannten Teile Brasiliens, der aber in bezug auf die Pflanzenwelt zu den reichsten und interessantesten gehören dürfte. Die ausgedehnten Urwälder (tropischer Regenwald) in dem Gebiet der Serra Pintoba am Rio Doce sind die Heimat der neuen Art. Nach mündlichen Mitteilungen des Herrn Dr. von Luetzelburg sind diese Urwälder ganz besonders reich an Lianen, und daher konnte derselbe hier auch eine umfangreiche Sammlung von Lianenstämmen mit abnormem Holzkörper machen, welche noch der Bearbeitung harrt.

Die Dipladenia Luetzelburgii befand sich in den völlig unzugänglichen Kronen der Urwaldriesen. Einer dieser Bäume, von den Eingeborenen „Jacaranda preto" genannt (wahrscheinlich eine Dallbergia-Art), von ungefähr 40 m Höhe und etwa 8 m Durchmesser im untersten Teile des Stammes, wurde vermittelst einer Dynamitpatrone umgelegt, um zu den in den Kronen befindlichen blütentragenden Teilen der Lianen und zu den Epiphyten zu gelangen. In anderen Fällen mußten die blühenden Sproßspitzen der Kletterpflanzen mit Hilfe einer gut gezielten Kugel aus den sonst unerreichbaren Baumkronen heruntergeholt werden.

Von der Dipladenia Luetzelburgii liegt leider nur wenig, aber sehr verschieden beschaffenes Material vor: ein ganz junger vegetativer Seitensproß (Fig. *A*, *B*, *C*), mehrere etwas ältere Sprosse

1) Die Beschreibung der neuen Art wird im „Notizblatt des Botan. Gartens u. Museums zu Berlin-Dahlem" Bd. IX erscheinen.

mit einigen Blättern und Blüten und alten aufgesprungenen Früchten, ferner noch ältere, meist blatt- und blütenlose Sprosse.

Die Knoten dieser ältesten Sprosse tragen 6—8 stachelartige, etwas abgeplattete, hohle Gebilde, welche die Sproßachse kragenartig umgeben (Fig. *D*, *E*). Dieselben erreichen 12—15 mm Länge, haben am Grunde einen Durchmesser von 3—5 mm und sind von fester und lederartiger Beschaffenheit. Die einzelnen stachelartigen Gebilde verschmelzen am Grunde mehr oder minder miteinander, und dadurch kommt die kragenartige Beschaffenheit zustande. Die Stacheln sind in den meisten Fällen rückwärts gekrümmt, vielfach aber auch ihrer ganzen Länge nach hakenförmig, bisweilen sogar fast krallenförmig gebogen; seltener stehen sie nur rechtwinklig von der Sproßachse ab.

Es handelt sich also um Organe, welche wohl ohne Zweifel der mit schwachem Windevermögen (vgl. Fig. *E*) ausgestatteten Kletterpflanze das Befestigen an geeigneten Stützen erleichtern. Wir haben es hier also mit typischen „Kletterhaken" zu tun.

In dem Schrifttum finden sich nur wenige hier einschlägige Angaben. Darwin[1]) erwähnt bei den „Hakenkletterern" nur ganz kurz: „Dipladenia hat einen Kreis stumpfer Dornen an den Basen ihrer Blätter". Über den Ursprung und den Bau dieser Organe, die übrigens keine „Dornen" sind, wird nichts Näheres gesagt. Auf Darwin sich stützend, führt Huth[2]) die Gattung Dipladenia in seiner Zusammenstellung „Die Hakenklimmer" auf und fügt hinzu: „Es gilt das besonders für die Sektion Micradenia, deren vier Repräsentanten von Alph. Decandolle als frutices scandentes, squamulis stipulaceis patentibus bezeichnet werden." Von D. Martiana (Stadelm.) A. DC. werden diese squamae als subcorneae bezeichnet.

In der so gründlichen und eingehenden Bearbeitung der brasilianischen Lianen von Schenck[3]) wird die Gattung Dipladenia nicht erwähnt, und bei den „Hakenkletterern" werden Vertreter aus der Familie der Apocynaceen überhaupt nicht aufgeführt.

* * *

Viele Apocynaceen haben bekanntlich am Blattgrunde (seltener am Grunde der Blattfläche oder an anderen Teilen) meist kleine, mehr

1) Charles Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise der Kletterpflanzen. Übersetzt von J. Viktor Carus. 2. Aufl. (1899), S. 141.

2) E. Huth, Die Hakenklimmer. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg XXX (1888), S. 202; ferner Abhandlungen und Vorträge aus dem Gesamtgebiet der Naturwissenschaften 1888, Bd. 2, Heft 7.

3) H. Schenck, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. Jena 1892. 1. Teil, S. 42 u. 220.

oder minder trichomartige oder schuppenförmige Organe. Bei einigen Arten befinden sich dieselben an den Stellen, an welchen Nebenblätter zu stehen pflegen; in vielen Fällen weichen sie aber in bezug auf Stellung, Zahl und Beschaffenheit von typischen Nebenblättern sehr ab. Über den morphologischen Wert dieser Gebilde gehen die Ansichten sehr auseinander[1]) und in den Beschreibungen der Arten werden dieselben von den einzelnen Autoren sehr verschieden bezeichnet[2]). In der Regel bleiben diese Gebilde klein und scheinen keinen besonderen Funktionen zu dienen. In den meisten Fällen vertrocknen sie früher oder später, und vielfach fallen sie auch ab. Einige bemerkenswerte Ausnahmen sind aber bekannt.

Bei Pachypodium-Arten, welche trockene, heiße Gebiete von Südafrika und Madagaskar bewohnen und fleischig ausgebildete Sproßachsen bei verminderter Blattfläche besitzen, wachsen diese Gebilde zu kräftigen Stacheln heran, die z. B. bei P. Lealii Welw. 3,5 cm Länge erreichen. Je nach den Arten stehen sie zu zweien am Grunde des Blattstieles oder auch einzeln oder zu mehreren in der Blattachsel. Sie werden als Schutzorgane gedeutet[3]). Nach Lee[4]) sind diese Organe wahrscheinlich Sproßachsen bzw. Blätter und müßten dann als Dornen bezeichnet werden.

Bei anderen Apocynaceen entwickeln sich die in Rede stehenden Gebilde zu Zotten und sind Sekretionsorgane (Kollekteren), deren schleimige Ausscheidung die jüngsten Organe schützen und ihre Entfaltung erleichtern soll. Entwicklungsgeschichtliche und anatomische Untersuchungen von Mirabella[5]) haben ergeben, daß diese Kollekteren ausschließlich aus der Epidermis hervorgehen, also Trichome sind; mehrere Zellen der Oberhaut sind an der Ausbildung einer solchen Kollektere beteiligt. Sie bestehen aus rechtwinkelig zur Oberfläche gestreckten, zarten Epidermiszellen und einem inneren, gleichmäßig parenchymatischen, dünnwandigen Gewebe.

1) H. Glück, Blatt- und blütenmorphologische Studien. Jena 1919. S. 137, insbesondere S. 140.

2) Vgl. A. De Candolle, Prodromus VIII (1844), S. 486. — Müller Argov. in Flora Brasiliensis VI, 1 (1860), S. 128. — A. W. Eichler, Blütendiagramme I (1875), S. 252. — Bentham et Hooker, Genera Plantarum II, 2 (1876), S. 682. — H. Baillon, Histoire des Plantes. Vol. X (1889), S. 146. — Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. IV, 2 (1895), S. 111.

3) Vgl. Glück, a. a. O. S. 144.

4) D. G. Lee, Notes on the Anatomy and Morphology of Pachypodium namaquanum Welw. Ann. of Bot. XXVI (1912), S. 929.

5) Maria Antoinetta Mirabella, Contribuzioni alle conoscenza dei colleteri. Contribuzioni alla Biologia Vegetale edite A. Borzi. Vol. II (1897), p. 15.

Glück behandelt eingehend die eigenartigen Gebilde am Blattgrunde und an den Knoten der Sproßachse vieler Apocynaceen sowie einiger Asclepiadaceen und Loganiaceen und betrachtet sie teils als „interpetioläre Stipeln", teils sei ihre morphologische Bedeutung unsicher. Derselbe beschreibt auch die nebenblattähnlichen Gebilde von Dipladenia Martiana (Stadelm.) A. DC. — welche der Luetzelburgischen Pflanze am nächsten steht — und bildet dieselben auf Taf. II, Fig. 30 ab. Sie werden als „Interpetiolärstipeln" bezeichnet. Wie weit man den Begriff „Stipeln" faßt, ist natürlich Sache eines jeden Autors, und ich möchte hier nicht näher auf diese verwickelte Frage eingehen, da auch in diesem Falle scharfe Grenzen nicht gezogen werden können. Tatsächlich sind die in Rede stehenden Emergenzen an den Stengelknoten Nebenblättern so ähnlich, daß die Pflanze auf den ersten Blick für eine Rubiacee gehalten werden kann. Für die Untersuchungen Glücks standen nur jüngere Entwicklungsstadien zur Verfügung. Altes Material scheint bisher in den Herbarien überhaupt nicht vorhanden zu sein, denn ausgebildete Kletterhaken finden sich erst in einiger Entfernung von den blütentragenden Sprossen. Diese Lücke füllt nun die Luetzelburgische Pflanze aus, von der auch meterlange ältere Sprosse vorliegen.

* * *

Der einzige vorhandene junge, noch in der Entwicklung begriffene Sproß der Dipladenia Luetzelburgii (Fig. *A*) zeigt folgende morphologische Einzelheiten: Die ersten vier Knoten tragen noch ganz unentwickelte, nur wenige Millimeter lange gegenständige Blätter, und die flachen, schmallinealen, 2—4 mm langen „squamulae stipulaceae" sind kaum von ihnen zu unterscheiden (Fig. *B*). Alle Teile sind hier mit langen, einzelligen, dickwandigen, allmählich zugespitzten, geraden Haaren dicht besetzt. An dem 5. Knoten, der fast 2 cm lange Blätter trägt, erreichen diese Organe bereits 5 mm Länge, sind aber auch noch zart und dünn, beginnen aber schon sich abwärts zu biegen (vgl. Fig. *A*). Ihr Querschnitt zeigt einen schmalen, länglichen, unregelmäßigen Umriß, und die Epidermiszellen sind fast rechteckig. Ein palisadenartig angeordnetes Epithel, wie es bei Kollekteren vorkommt, findet sich hier also nicht. Das ganze Innere dieser Organe ist von dünnwandigen Parenchymzellen erfüllt, in denen sich vereinzelte Kristalle und stellenweise ein dunkler Inhalt (Gerbstoff) findet. Leitbündel und mechanische Gewebe fehlen vollkommen (Fig. *F*).

An den nächst älteren, zum Teil blütentragenden Knoten finden sich kurzgestielte Blätter mit zugespitzt-eiförmiger, am Grunde mehr

oder minder herzförmiger, beiderseits dicht behaarter, etwa 6 cm langer Lamina, deren Rand im Gegensatz zu Dipladenia Martiana weder verdickt noch nach unten umgeschlagen ist. Hier erreichen die jungen Kletterhaken 8—10 mm Länge, sind aber noch schmal und zart und tragen zum größten Teil noch die ursprüngliche Behaarung. An den noch älteren Knoten haben sie mehr hakenförmige Gestalt angenommen und sich nach und nach stärker abwärts gekrümmt (Fig. *C*).

Das älteste vorliegende Material besteht aus meist blatt- und blütenlosen, 3—4 mm starken, etwas abgeplatteten Sproßachsen von mehreren Metern Länge, welche dem anatomischen Bau nach aber nur einjährig sind. Ihr Holzkörper ist normal gebaut. An diesen Sproßachsen sind nun die Kletterhaken typisch ausgebildet (Fig. *D, E*). Sie haben an Länge und Dicke bedeutend zugenommen und sind am Grunde mehr oder minder miteinander verschmolzen, so daß sie einen zusammenhängenden „Kragen" rund um den Knoten bilden. Dieses Material zeigt an mehreren Stellen — sowohl an den Haupt- wie Seitensprossen — stark verkürzte Internodien, so daß an solchen Stellen die ringförmig angeordneten Kletterhaken, die hier dann meist etwas schwächer entwickelt sind, näher zusammenrücken, bisweilen sogar nur wenige Millimeter voneinander entfernt stehen. Es handelt sich also augenscheinlich um eigenartige Kurztriebe.

Das Wachstum der „squamulae stipulaceae" der Dipladenia Luetzelburgii erfolgt zunächst durch Vergrößerung und Streckung aller Zellen (Fig. *F*). Wenn diese Organe dann aber ungefähr 10 mm Länge erreicht haben, werden ihre Epidermiszellen zu Korkmutterzellen (Fig. *G*), und durch rege Tätigkeit dieses Meristems wachsen diese anfangs so kleinen und schwachen Gebilde — wahrscheinlich ziemlich rasch — zu den charakteristischen kräftigen und festen Kletterhaken heran. Die Teilungen im Korkkambium erfolgen ausschließlich zentripetal und sehr gleichmäßig, so daß das ganze Korkgewebe in regelmäßigen radialen Reihen angeordnet ist (Fig. *H*). Phelloderm ist nicht vorhanden. Reste der Epidermis mit den Haaren bleiben meist längere Zeit erhalten.

Die Korkzellen sind tafelförmig und 3—4mal so breit als hoch; sie haben gleichmäßig dünne Wände. Ältere Zellen führen bald einzeln, bald gruppenweise einen dunklen Inhalt; wahrscheinlich handelt es sich hier auch um Gerbstoff. Das Periderm der Sproßachse verhält sich in allen Einzelheiten ebenso; es entsteht auch hier sehr frühzeitig, und das Korkgewebe der Kletterhaken und das der Sproßachsen gehen naturgemäß unmittelbar ineinander über.

Die lederartige, ziemlich harte und widerstandsfähige Wand der ältesten vorliegenden Kletterhaken besteht ausschließlich aus Periderm, das von etwa 15—20 Zellagen gebildet wird (Fig. *H*). Da die Kletterhaken besonders in ihren unteren Teilen sehr stark an Dicke zunehmen, kann das parenchymatische Dauergewebe in ihrem Innern dem Wachstum nicht folgen und zerreißt alsbald; die älteren Kletterhaken sind daher mit Ausnahme der Spitze hohl.

* * *

Kletterhaken scheinen, soweit man nach Herbarmaterial und nach den vorhandenen Abbildungen urteilen kann, bei mehreren Dipladenia-Arten vorzukommen. Wie schon erwähnt, verhalten sich die jungen interpetiolären Emergenzen von D. Martiana ganz ähnlich denen von D. Luetzelburgii. Auch bei ihnen biegen sie sich frühzeitig abwärts und erreichen bei dem von mir gesehenen Herbarmaterial etwa 5 mm Länge. In diesen jungen Organen beginnt auch bereits die Entwicklung des Periderms. Ältere Zustände sind leider weder im Münchner noch im Berliner Herbar vorhanden. Alph. DeCandolle, der Bearbeiter der Apocynaceen in dem Prodromus, hat augenscheinlich älteres Material gesehen, wie aus der dort befindlichen Beschreibung hervorgeht: „Glandulae stipulares omnibus Apocyneac. majores, 1—$2^1/_2$ lin. longae, reflexae, sanguineae, saepius 2 ex utroque latere petioli."

Dipladenia acuminata Hook. hat nach der Abbildung im Botan. Magazine, Taf. 4828, ganz ähnlich beschaffene interpetioläre Emergenzen an den Knoten der jungen Sproßachsen. In der Beschreibung heißt es: „Where the petioles are inserted upon the branch are two, fleshy, laciniated, somewhat stellated, conspicuous, stipulaceous scales." Herbarmaterial von dieser Art (Herzog, Bolivia Nr. 742; Herb. Berol.) zeigt ganz ähnliche Verhältnisse wie D. Martiana. Da nur junge Sprosse vorliegen, sind die in Rede stehenden Organe noch sehr klein.

Bemerkenswert ist die Beschaffenheit der interpetiolären Emergenzen bei anderen Dipladenia-Arten. Bei D. pendula Ule (Luetzelburg Nr. 6953. Brasilien: Staat Rio, Orgelgebirge, Retiro. X, 1916; Herb. Monac.) bleiben diese Organe klein und vertrocknen früher oder später. Sie besitzen aber ein deutliches Epithel, ähnlich wie Mirabella es beschreibt für Nerium Oleander L. und Periploca angustifolia Labill. Dipladenia Riedelii Muell. Argov. (Brasilia: San Paolo, Alto do Serra. Leg. F. C. Hoehne XI, 1917; Herb. Monac.)

verhält sich ganz ähnlich. Da mir in beiden Fällen nur beschränktes Herbarmaterial vorlag, waren nähere Untersuchungen nicht möglich.

Deutlich entwickelt sind die interpetiolären Emergenzen auch bei D. polymorpha Muell. Arg. var. tenuifolia M. A. f. volubilis M. A. (Luetzelburg No. 12599. Brasilia: Parahyba do Norte, Serra Borborema. VII, 1921; Herb. Monac.). Hier sind sie zahlreicher und stehen nicht nur interpetiolär, sondern auch in den Blattachseln; sie bilden also einen Ring um den Knoten. Bei der var. intermedia M. A. derselben Art (Luetzelburg No. 383. Brasilia: Goyaz, Campinas Duro. 1914) sind die Emergenzen in den Blattachseln weniger zahlreich, aber doch deutlich entwickelt. Das Vorhandensein eines Epithels läßt vermuten, daß es sich hier um Sekretionsorgane handelt.

Bei einigen Dipladenia-Arten Brasiliens findet sich neben der Insertionsstelle des Blattes nur noch ein kleiner Höcker, während bei anderen Arten jede Spur von Emergenzen fehlt.

Nach brieflichen Mitteilungen von Herrn Dr. Markgraf-Berlin entwickeln sich bei Dipladenia surinamensis Pulle die interpetiolären Emergenzen zu harten, zweigabeligen Stacheln, die nach dem Abfallen der Blätter stehen bleiben und bis 3 mm Länge erreichen.

Also schon in einer verhältnismäßig nicht zu großen Gattung verhalten sich die Emergenzen am Blattgrunde sehr verschieden. Die Frage verdient eingehend an lebendem Material, wenn möglich in einem tropischen botanischen Garten, untersucht zu werden.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI.

A Eine Sproßspitze mit sechs Knoten. $^1/_2$.
B Der 4. Knoten dieses Sprosses. $^5/_1$.
C Ein etwas älterer Knoten mit den jungen Kletterhaken. $^2/_1$.
D Sproß mit ausgebildeten Kletterhaken. $^1/_1$.
E Sproß, dessen Achse eine Stütze umwunden hat. $^1/_1$.
F Querschnitt durch den untersten Teil einer etwa 5 mm langen Emergenz. $^{50}/_1$.
G Entwicklung des Korkes in einer Emergenz. $^{200}/_1$.
H Querschnitt durch den oberen Teil eines ausgebildeten Kletterhakens. $^{40}/_1$.

Alle Abbildungen beziehen sich auf Dipladenia Luetzelburgii Ross et Markgraf.

Die Abbildungen sind von Herrn Prof. Dr. G. Dunzinger, München, gezeichnet.

Beiträge zur Biologie und Physiologie von Arum maculatum.

Von **Th. Schmucker,** Göttingen.

Mit 1 Abbildung im Text.

Die nachfolgenden Mitteilungen bezwecken, die Kenntnis der vielbesprochenen Blüteneinrichtungen von Arum maculatum vor allem auf experimenteller Grundlage zu fördern und nach Möglichkeit den Mechanismus des „Wärmephänomens" aufzuklären. Letzteres gelang nur zum Teil, doch ergaben sich durch die Beobachtung mehrerer Tausend von Pflanzen einige sonstige Verhältnisse, die mit angeführt seien. Auf die vorliegende Literatur wird nur in beschränktem Umfang eingegangen, zumal Engler und Leick diesbezügliche Übersichten bereits gaben. Vorausgeschickt sei, daß unter Blüte in folgendem der ganze Blütenstand verstanden wird.

Das Material wurde in einem Umkreis von 20 km um Göttingen gesammelt, wo Arum besonders im Buchenwald auf Muschelkalk ziemlich reichlich vorkommt. Die Verteilung auf die beiden Untergruppen der f. vulgaris Engl. immaculata und maculata erwies sich als undurchführbar. Bezüglich der Blattfleckung kommen alle Übergänge vor, die bei Aschersон-Graebner als unterscheidend angegebenen Blütenstandsmerkmale ebenfalls reichlich in allen Kombinationen. Auffallend waren Formen (besonders aus der Gegend des Hünstollen), bei denen sich der häufige schwarzrote Anflug der Spatharänder bis zu völlig düster-purpurner Färbung der ganzen Spathainnenseite steigerte, und zwar bei gefleckten wie ungefleckten Pflanzen. Bei beiden kann der Spadix dunkelrot oder hell-wachsgelb sein, letzteres auch bei sonst sehr anthozyanreichen Formen, wie andererseits gerade bei stark gefärbter Fahne der rote Ring an der Kesselinnenseite oft fast verschwindet, obwohl er bei lichter gefärbten Exemplaren oft als letzter Rest von Anthozyanfärbung auftritt usw. Nimmt man hinzu, daß der Spadix nach Form (zylindrisch-keulig bis ausgesprochen gestielt-kopfig) und Größe (in ganz kleinen Blüten oft größer als in dreifach größeren) außerordentlich und unabhängig von den sonstigen Merkmalen variiert, so ergibt

sich schon auf so kleinem Gebiete eine Mannigfaltigkeit, die auch bemerkenswert bleibt, wenn man bedenkt, daß es sich um einen Blütenstand, keine Einzelblüte, handelt.

Irgendein Zusammenhang zwischen Rasse und Standortsverhältnissen ergab sich nicht, ungefleckte Formen überwogen im Ganzen wie 7:3. Ob es sich etwa um Bastardaufspaltung handelt, läßt sich einstweilen nicht sagen, doch würde man hier gewissermaßen an der Arealgrenze der Hauptverbreitung beider Unterarten (vgl. Aschersson-Graebner) wohl daran denken können. Das oft gruppenweise, zuweilen auch über größere Strecken hin ausschließliche Vorkommen einer ganz bestimmten Form spricht bei der nachgewiesenen lokalen Samenvermehrung jedenfalls nicht dafür; das Vererbungsexperiment wird sehr lange Zeit beanspruchen.

Einige weitere Beobachtungen seien ganz kurz zusammengestellt. Zuweilen war die Fleckung mit auffälliger Unebenheit der Lamina verbunden, indem die dann gewöhnlich außerordentlich anthozyanreichen Stellen der Blätter und Spatha stark vorgewölbt und unregelmäßig verbogen, ja geradezu zerknittert waren. Pilzinfektion oder dergleichen wurde nicht festgestellt. Beachtenswert bleibt die Vereinigung von lokaler Wachstumssteigerung und Anthozyangehalt. Die Erscheinung war zum Teil sehr auffällig, alle braunen Flecken und nur diese waren dann derart buckelig. In der „Lebensgeschichte der Pflanzen Mitteleuropas“ gibt Hoeck an, der Blütenstand enthielte keine Raphiden und werde deshalb von Schnecken gefressen. Ersteres ist unrichtig. Spatha und Spadix (auch der blütentragende Kolbenteil) enthalten ziemlich reichlich Raphidenbündel bis zur Epidermis heran und trotzdem findet sich besonders am Spadix zuweilen Schneckenfraß (auch direkt beobachtet), der an Blättern sehr selten. Ein relativer Schutz durch Raphiden und Saponin, dessen hohe Giftigkeit Lewin nachwies, ist offensichtlich. Die zunächst kaum glaubliche Angabe, die frisch entsetzlich schmeckenden Knollen, seien geröstet eßbar, fand sich bestätigt: stark geröstete Knollenscheiben sind genießbar, das Toxin ist offenbar zerstört, die Raphiden wohl infolge Koagulation und Verhärtung des sonstigen Zellinhalts etwas abgedeckt. Geröstete und dann aufgeweichte Knollenscheiben, die also die Raphiden noch enthalten, wurden von Schnecken kaum angenommen.

Die erreichten Dimensionen sind weitgehendst vom Wassergehalt des Bodens abhängig. An einer vom Grundwasserstrom bis zum Sommer bis zur Erdoberfläche reichlichst durchströmten Stelle mit sehr tiefer Erdschicht fanden sich ausgesprochene Gigas-Formen (Chromosomensatz aber doch normal) mit folgenden Maßen: Spathalänge 26 cm; Breite

9,2 cm, Appendix 109 mm lang, 11,0 mm Durchmesser. Tiefenstufe des Rhizoms 20—25 cm gegen normal 8—15 cm. Auch an dieser wasserreichen Örtlichkeit waren die Wurzeln reichlich verpilzt nach Art einer Plasmoptysen-Endomykorhiza, während eine solche nach Stahl bei den ausgesprochenen Wasseraraceen Acorus und Calla fehlt. Schutz durch Schnee- bezw. Laubdecke scheint für Arum besonders im Frühjahr wichtig, nach Entfernung derselben erlagen Kulturpflanzen, die noch im März gesunde, bis mehr zur Oberfläche reichende Triebe besaßen, dem scharfen Frost.

Sind auch die Triebe schon im Herbst fast ausgebildet, die Blütenknospen schon zum Teil 2—4 cm lang, so verstreicht doch zwischen Blattentfaltung und Blütezeit ein langer Zeitraum (1924 von letzter Märzwoche bis Mitte und Ende Mai bei allerdings ungünstigem Wetter). Wenn die Blätter entfaltet sind, enthält die im Vorjahr gebildete Knolle nur noch wenig Stärke, aber sehr reichlich Zucker; z. B.: Frischgewicht einer Knolle 5,54 g; Trockengewicht 0,981 g = 17,7 %; Glukose 0,356 g = 36,3 % Trockengewicht. Diese Reservestoffe kommen ebenso wie die neuen Assimilate in erster Linie dem neu zu bildenden Rhizomsystem zugute, da die Blütenentwicklung, die offenbar höhere Wärmeansprüche stellt, nur sehr langsam weitergeht. Ein direktes Überströmen von einer Reservestoffbehältergeneration zur nächsten habe ich schon früher bei Adoxa gefunden. Der gerade bei einer Aracee naheliegende Versuch, Blütenentfaltung ohne Blätter zu erreichen, mißlang. Auch relativ weit vorgeschrittene Blütenknospen gingen im Dunklen, bei Entfernung der Blätter oder deren Inaktivierung durch Kakaobutter langsam zugrunde. Bei Pinellia ternata ist das ganz anders; hier glückt das Experiment nicht nur leicht, sondern selbst in natura blüht sie sehr oft in sonst blattlosem Zustand.

Was die Entwicklungsgeschichte betrifft, so erfolgen im Spadix, wenn derselbe einen oder wenige Zentimeter lang ist und die Blüten selbst schon völlig fertig, die Tetradenteilungen vollzogen sind, auf der ganzen Länge noch lebhafte Zellteilungen. Der Spadix besteht dann aus einem sehr lockeren, stärkereichen, die Hälfte des Querschnitts einnehmenden Mark, und einem Mantel von niedrigen embryonalen, aber bereits ziemlich stärkereichen Parenchymzellen, in denen zahlreiche Mitosen zu bemerken sind, und zwar von auffällig unregelmäßiger Richtung. Äquatorialplatten- und Spindelfaserbilder waren oft in einem Gesichtsfeld zu mehreren vorhanden, auch direkt benachbart. Die diploide Chromosamenzahl beträgt annähernd 32 (an vegetativem Material schwer sicher zu ermitteln). Wenn man die Keule rein

organographisch als derartig rückgebildeten Teil des Konus auffaßt, daß die Ausgliederung von Blüten selbst hier völlig unterbleibt, die Differenzierung also sehr früh aufhört, so zeigt doch das Gesagte und der noch lange währende Zustrom großer Mengen von Assimilaten, daß rein wachstumsphysiologisch hier ein sehr aktives Gebilde vorliegt, mit dem, teleologisch gesprochen, die Pflanze etwas bezwecken will, zumal ja die riesigen Stärkemengen hernach einfach „verbrannt" werden. Wie groß diese relativ sind, zeigt folgende Bestimmung. Das Trockengewicht einer fertigen Knolle beträgt durchschnittlich 0,9 g mit etwa 0,55 g Stärke; entsprechende Zahlen für Spadizes 0,25 g, bzw. 0,16 g Stärke.

Beobachtungen während der Blütezeit.

Die viel zitierte Deutung der Arum-Blüte als protogyner Kesselfallenblüte braucht hier nicht wiederholt zu werden. Über die Physiologie des Erwärmungsvorgangs wird unten zu sprechen sein.

Wie durch Kraus (hier besonders Arum italicum) u. a. bekannt, erfolgt die Öffnung der Blütenknospe im Laufe des Nachmittags bis gegen Abend. Das fand sich auch hier bestätigt. Eben erblühte Stände sieht man wenigstens bei warmem Wetter sehr selten vor Mittag, die meisten blühen 3^h — 6^h auf. Bei kühlem oder Regenwetter (was in den beiden Beobachtungsjahren in der fraglichen Zeit meist zusammenfiel) ist die Regelmäßigkeit minder auffällig, bei rasch einsetzender Wärme blühten dann relativ zahlreiche Blüten auch in den späteren Vormittagsstunden auf. Doch ist bei der trägen Entfaltung unter ungünstigen Umständen ein genauer Zeitpunk kaum anzugeben. Bei Temperaturen unter ca. 8^0 bleiben die Blüten geschlossen. Bevor der Frage, welche Umstände die bestimmte Aufblühzeit bedingen, näher getreten werden soll, sei erwähnt, daß das Aufrollen der Spatha zunächst durch Turgordruck bedingt wird; denn eben voll entfaltete Blüten kehren, in hypertonische Lösung gesteckt, sehr rasch in die Knospenlage zurück, entfalten sich in Wasser aber gleich wieder, was mehrmals wiederholt werden kann. Wären solche Knospen nicht nur in so kurzer Zeit des Jahres zu erlangen, so würden sie ein ganz ausgezeichnetes Demonstrationsbeispiel für Variationsbewegungen liefern, zumal der Schluß auch nach ca. 10minutlicher Einwirkung kräftiger Zugluft auf trocken gehaltene Blüten erfolgt. Schon nach wenigen Stunden gelingen die Experimente nicht mehr gut, die Entfaltungsbewegung ist wohl durch Wachstum festgelegt. Daß sich eine eingerollte Fläche bei innerer Druckzunahme entrollt, ist rein mechanisch

verständlich, der anatomische Bau der Fahne liefert, etwa in der relativen Lage der Gefäßstränge, keine ausgesprochenen Einrichtungen dazu.

Wenn man die so bestimmte Aufblühstunde nicht auf reine Autonomie zurückführen will, die hier gänzlich unverständlich, wird man im Tageswechsel von Licht, Wärme, Feuchtigkeit usw. die Ursachen zu suchen haben. Die genaue Entscheidung wird durch die Empfindlichkeit des Materials erschwert. Zunächst ergeben schon die Anzuchten von mehreren Hundert Blüten in einem hellen Keller nahezu konstanter Temperatur ($12^0 \pm 0{,}5^0$), daß der Wärmegang nicht entscheidend; die Aufblühzeit wurde mindestens ebenso genau innegehalten wie im Freien. Versuche mit Übertragung in höhere Temperatur lieferten das gleiche Resultat. Abgeschnittene, weit vorgeschrittene Knospen reagieren etwas schlechter als Topfpflanzen. Da in dem Keller auch die Feuchtigkeit konstant, so kam auch sie nicht direkt in Betracht, wenn natürlich sie wie Wärme usw. insofern von Bedeutung ist, daß die Blüten nicht etwa durch extreme Trockenheit geschädigt werden. So bleibt von vornherein wahrscheinlich das Licht als Ursache.

1. Dauerdunkel. T. = 15^0. Abgeschnittene Knospen in Wasser. Topfpflanzen 8—12 Tage vor dem mutmaßlichen Aufgehen. Resultat ungünstig, Knospen leiden, entfalten sich zum großen Teil nicht.
2. Dauerlicht. T. = $15{,}5^0$. ½ Watt-Wotanlampe 1 m senkrecht von oben. Direkte Erwärmung durch Wasserschicht möglichst verhindert. Je 10 Topfpflanzen und 20 Knospen 2—3 Tage vor Entfaltung. 2 Versuche. Von einer Öffnung zu bestimmter Tageszeit ist kaum etwas zn bemerken. Von 51 bis zum Schluß gesunden Blüten öffnen sich 22 in der Zeit von 12^h nachts — 12^h mittags, 29 in der zweiten Tageshälfte.
3. Inverse Lichtperiode. Mit obiger Apparatur von abends 6^h bis morgens 9^h beleuchtet, sonst verdunkelt. Je 8 Topfpflanzen und 16 Knospen. 2 Versuche. Von 42 brauchbaren 35 in der ersten, 7 in der zweiten Tageshälfte. (Kontrolliert 1^h nachts und von 6^h morgens an). Die meisten öffnen sich in den frühen Morgenstunden bis 10^h vormittags, die später sich ganz öffnenden sind vormittags schon ± gelockert.

Die Versuche wurden in einem geräumigen Dunkelzimmer ausgeführt. Bei Verdunkelung in Holzkisten usw. leiden die Blüten. Auch die zum Teil erhebliche relative Verspätung in Versuch 3 dürfte auf gesunkene Aktivität infolge schwacher Schädigung unter den Versuchsbedingungen beruhen.

Nebenbei wurde versucht (normaler Lichtwechsel, konstante Temperatur), ob etwa elektrische Schwankungserscheinungen eine Rolle spielen. (3 × 3 Pflanzen in Töpfen auf Porzellantellern und dreifacher Glasschicht mit Korkfüßen dazwischen mit oder ohne Zinksturz). Positive Anhaltspunkte ergab dieser Orientierungsversuch nicht, die Pflanzen verhielten sich normal.

Als Resultat kann festgestellt werden, daß der tagesperiodische Lichtwechsel in erster Linie als Bedingung für die Konstanz der Aufblühzeit in Betracht kommt, wobei aber auch individuelle Differenzen auftreten. Ob es sich um eine späte Folge des Übergangsreizes am Morgen oder Perzeption einer bestimmten Lichtmenge (eventuell Beleuchtungsdauer) handelt, konnte nicht mehr untersucht werden, auch nicht, ob etwa der Einfluß mehr indirekt erfolgt.

Die übliche Annahme stellt Arum zu den protogynen Kesselfallenblüten, wobei die oberen „Sperrhaare" als nur einseitig durchgängige Reuse (1. Stadium nach Delpino) wirken, während Spatha und Spadix vermöge Form und Farbe, letzterer auch durch Wärmeproduktion und Geruch zur Anlockung dienen. Im Einklang mit früheren Angaben wurden im Kessel z. Z. der Narbenfunktion in nicht eben erblühten Ständen zumeist ziemlich zahlreiche Tiere gefunden. Von Insekten in der Regel höchstens 25—30 Stück (von ganz kleinen abgesehen) meist weniger. Regelmäßig und dominierend fanden sich Staphyliniden, besonders kleine, aus den Formenkreisen Oxytelus, Atheta und Anthobium, zahlreiche kleine Psychodiden und Diptera acalypterae, seltener Empiden (und kleine Nacktschnecken). Die direkte Beobachtung voll erblühter, stark duftender Blüten am natürlichen Standort, die wiederholt stundenlang und mit allen Vorsichtsmaßregeln geschah (Bewegungslosigkeit, $1^1/_2$—2 m Entfernung, Stellung unter dem Winde, keine Beschattung) ergab, daß sich die vielerlei zahlreich herumtreibenden Insekten, besonders alle größeren, um die angeblich so lockenden Blüten wenig kümmerten. Am ehesten schienen noch kleine Fliegen an dem Spathainnenraum Gefallen zu finden, denn sie, die überall reichlich in der Nähe des Bodens umherstrichen, waren hier relativ zahlreicher als etwa auf den Blättern. Doch kommt die Ansammlung im Kessel wohl in erster Linie durch die gute Funktion der oberen Sperrhaare zustande, die die mehr oder minder zufällig eindringenden Gäste am Entweichen hindern. Sie reichen zwar gewöhnlich nicht ganz bis zur Kesselwand, doch wird der Raum für ein Entkommen durch Fliegen zu eng. Aber auch das noch mögliche Herausklettern wird durch die senkrechte bzw. überhängende Richtung der Kessel-

innenflächen, die mit Papillen und sehr glatter Kutikula bedeckt, sehr erschwert, wie man leicht beobachten kann. An der Mittelsäule wirken die ebenfalls glatten, abwärtsgerichteten Sperrhaare im gleichen Sinn. Übrigens scheint das Fluchtbestreben auch nicht allzu groß, denn durch ein vorsichtig geschnittenes Loch entweichen die Gefangenen nur sehr langsam.

Wenn auch die Tatsache eines relativ guten Besuchs durch bestimmte Insektengruppen sicher ist und ebenso das Funktionieren der Gesamteinrichtung im Dienste der Kreuzbestäubung (guter Samenansatz trotz Selbsterilität und sehr kurzer Zeit des befruchtungsfähigen Stadiums), so wuchsen doch die Zweifel an der Wirksamkeit der zum Teil so sonderbaren „Anlockungsvorrichtungen" und wurden noch vermehrt durch folgendes. Wie direkt festgestellt, erfolgt guter Fruchtansatz bei Formen mit allen möglichen Variationen (vgl. oben) von Spatha und Spadix nach Form und Farbe, desgleichen bei Pflanzen, bei denen infolge nicht günstiger Witterung (Temperatur), Wärme und Geruch kaum merkbar waren. Bei der so kostspieligen Wärmeproduktion kann es sich ohnehin nicht um irgend erhebliche Fernwirkung handeln, höchstens um ein Festhalten im Innenraum der Fahne, außerdem unterbleibt sie gerade dann, wenn sie wohl am wirksamsten wäre, bei niederer Außentemperatur, weitgehend oder ganz. Bezüglich des Geruchs ist zu bemerken, daß er vom Anfange des 1. Stadiums durchaus nicht immer urinös oder aasartig, sondern ± schwach fruchtesterartig ist. Doch dürfte ihm zur Anlockung noch die größte Bedeutung zukommen, bei tropischen Arten noch mehr.

Für sichere weitere Schlüsse war die Frage der Selbststerilität zu prüfen. Unter 150 speziell untersuchten Blüten war keine, die zur Zeit des beginnenden Pollenstäubens noch funktionsfähige Narben hatte, unter 24 isoliert unter verschiedenen Bedingungen gehaltenen Pflanzen war keine, die Samen gebildet hätte. Die Unmöglichkeit der Befruchtung innerhalb eines Blütenstandes wurde damit bestätigt. Die Frage einer Selbsterilität im eigentlichen Sinne konnte nicht einwandfrei entschieden werden, da es nicht gelang, künstlich den Kolben zur Zeit der Narbenreife derselben Pflanze wirklich reif zu bekommen. Für Selbststerilität im eigentlichen Sinne sprach 1. daß ein künstlich vorgereifter Pollen zwar auf einer anderen Pflanze schwache Samenbildung induzierte, nicht auf der eigenen bei noch frischen Narben. 2. daß von drei im Freien gefundenen Knospen, die nach Sachlage zweifellos drei vegetativ voneinander abstammenden Pflanzen angehörten und die auf mindestens 300 m Umkreis die einzigen Arum-Blüten waren,

keine Samen produzierte (zwei künstliche Kreuzbestäubungen vorgenommen).

Nun wurde in der letzten Maiwoche 1924 bei relativ günstiger Witterung folgender Versuch in Gang gebracht. An drei Stellen (Nordhang Plesse, Billinghäuserschlucht, Göschelgrund), wo Arum reichlich blühte, wurde auf kleinem Raum eine Anzahl Pflanzen, doch nie mehr als höchstens $^1/_5$ aller im gleichen Stadium vorhandenen, in nachfolgender Weise amputiert, mit Bindfaden bezeichnet, topographisch festgelegt und sich selbst überlassen. Fortlaufend kontrolliert, wurde das Endergebnis in der 3. Juliwoche festgestellt.

Spalte a: Zahl d. Versuchspflanzen,
Spalte b: Zahl der bis zum Absterben bzw. sicherem Fruchtansatz kontrollierten,
Spalte c: Anzahl der Fruchttragenden,
Spalte d: Prozentsatz von c von b,
Spalte e: Gesamtzahl der Beeren,
Spalte f: durchschnittliche Zahl der Beeren (Minimum — Maximum),

Gruppe 1: Nur bezeichnet.
Gruppe 2: Spatha an der Einschnürung entfernt.
Gruppe 3: Spadix herausgeschnitten.
Gruppe 4: Spatha und Spadix entfernt.
Gruppe 5: Wie 4, aber noch die oberen Sperrhaare möglichst entfernt.

Die Operation wurde durchweg an Knospen vorgenommen, die kurz vor dem Aufblühen standen. Bei Gruppe 3 wurden bei b nur solche Exemplare aufgenommen, deren Spatha sich normal öffnete, was infolge der Verletzung nicht immer der Fall war.

	a	b	c	d	e	f
Gruppe 1	50	47	18	38 %	267	15 (8—24)
„ 2	36	31	10	32 %	126	12 (4—19)
„ 3	50	33	14	43 %	201	14 (8—21)
„ 4	50	43	11	26 %	110	10 (2—17)
„ 5	36	29	5	17 %	24	5 (3—10)

Aus dem Resultat kann geschlossen werden, wenn auch ein größeres, unter den gegebenen Umständen nicht leicht zu beschaffendes Zahlenmaterial erwünscht wäre, daß weder Verlust von Spatha noch Spadix einen wesentlich schlechteren Bestäubungserfolg verursachen, daß also ihre Wirksamkeit eine recht geringe ist. Daß die Entfernung der Spatha einige Wirkung hat, ist wohl ohne weiteres verständlich

durch Verringerung der den herumstreifenden Insekten sich darbietenden Fläche. Wenn auch der Verlust des Spadix keine Beeinträchtigung bewirkt, obwohl er doch Hauptsitz von Wärme- und Geruchsbildung ist, so zeigt das, wie gering der wirkliche Wert selbst solch hochkomplizierter und angeblich überaus zweckmäßiger Gebilde ist, ganz abgesehen von dem Materialverbrauch dafür (vgl. oben). Bei Gruppe 5 kommt neben dem Verlust der wichtigen Sperrhaare die starke Verwundung in nächster Nähe der Samenanlagen für den ungünstigen Erfolg in Betracht.

Anfänglich schien sich noch ein Argument für die eben vertretene Ansicht zu bieten, der Vergleich mit Pinellia ternata, die zwar nicht bei uns einheimisch, doch in ausgezeichneter Weise bei uns im Freien sich erhält und reichlichst vermehrt, wie z. B. auch im Göttinger Garten. Über die Blüteneinrichtungen haben sich W. Breitenbach und H. Müller geäußert, ebenso A. Engler. Für uns ist hier wesentlich, daß Pinellia mit ihren sonderbar geformten Blüten sowohl der äußeren Auffälligkeit (abgesehen von der Form selbst und etwa dem kurzen dunkelroten Spathastück in der Spathaöffnung) als auch der Geruchs- und Wärmeproduktion entbehrt, also der wesentlichen „Anlockungsmittel von Arum". Auch die Nektarproduktion ist minimal. Da außerdem männlicher und weiblicher Teil des Innenraums bis auf etwa 1 qmm große Öffnung getrennt sind, so wäre die beobachtete, sehr reichliche Fruchtbildung, wenn auch hier, wie überall angegeben, auf Xenogamie beruhend, ein Beweis, wie selbst bei dieser gegenüber Arum doch gewiß den Raumverhältnissen nach viel ungünstigeren Blüten der Insektenbesuch auch ohne Aufwand großer Anlockungsmittel gesichert ist.

Zunächst ergab sich, daß der Blütenbesuch durch kleine Fliegen (und zahlreiche winzige Insekten) mäßig reichlich ist, spärlicher als bei Arum, wie ja nach obigem noch dazu bei einer nicht einheimischen Art ohne weiteres verständlich. Die Behauptung von Breitenbach, die Insekten kröchen aus visuellen Gründen durch die Zwischenöffnung nur abwärts, nie aufwärts, ist auch der Begründung nach falsch, wie schon Engler angibt. Man kann sich bei einiger Geduld leicht überzeugen, daß kleine Fliegen sowohl durch die obere, wie die später entstehende untere Öffnung entweichen können. Und doch ist der Einwand von H. Müller gegen Breitenbach, der letztere konstruiere eine Einrichtung zur Sicherung der Geitonogamie (man könnte fast sagen Autogamie) nicht ganz berechtigt, schon deshalb nicht, weil Breitenbach nicht direkt behauptet, daß die vor den Antheren reifen Narben auch vor dem Stäuben absterben. Klar sind allerdings seine

Ansichten nicht. Tatsächlich sind sehr oft, vielleicht immer, die Narben zur Zeit der Pollenstreuung noch frisch (die Pollenausstreuung erfolgt hier erst mehrere Tage nach Blütenöffnung), der sehr reichliche Pollen sammelt sich auf der Scheidewand, fällt auch in ansehnlicher Menge durch das Loch hinab auf die Narben und wird natürlich durch Insekten aller Art, auch kleinste, noch weit reichlicher nach unten geschafft. Die im unteren Kessel gefundenen Fliegen waren meist dicht mit Pollen bedeckt. Der Versuch mit isolierten Pflanzen ergab zuweilen relativ guten Samenansatz mit Pollen der gleichen Pflanze nicht nur bei entsprechender künstlicher Bestäubung, sondern auch bei deren Unterlassung, auch noch nach Ausschluß aller Insekten[1]). Apogamie wurde nicht beobachtet. Unter diesen Umständen wird der reichliche Fruchtansatz verständlich (bis 50 % der Stände trugen reichlich Beeren). Zum Vergleich mit Arum aber bleibt nur die Tatsache, daß auch hier Insektenbesuch in schwer zugänglichen Blüten ohne auffallende Anlockung reichlich stattfindet. Ob hier wie auch bei Arum eine wenigstens zeitweise Neigung der Insekten sich in geschützte Hohlräume zu verkriechen, erheblich mitspielt, vermag ich nicht zu entscheiden, halte es aber nach Modellversuchen für wahrscheinlich. Natürlich ist auch bei Pinellia durch partielle Protogynie Xenogamie begünstigt. Übrigens dürfte sich der abenteuerlich lange, chlorophyllreiche Spadix von Pinellia, in dem nie große Stärkemengen gespeichert werden, schon deshalb nicht gerade als Leitstange eignen, weil abwärts kriechende Insekten durch die Umfassung durch das Spathaende geradezu auf die Spathaaußenseite gedrängt werden. Nach der Blütezeit trocknet er rasch aus, während die grünne Spatha an fruchtenden Exemplaren besonders im unteren Teil noch lange bis zur schon nach ca. 3 Wochen erfolgenden Samenreife frisch bleibt und jedenfalls reichlich Assimilate erzeugt (Blätter dann oft fehlend). An nicht samentragenden Exemplaren erfolgt Verfall des ganzen Blütenstandes viel rascher. Die werdenden Früchte üben also hier auf den ganzen Blütenstand eine ähnliche belebende Wirkung aus, wie sonst so oft auf einzelne Blütenteile. Von einigem Interesse ist, daß bei Pinellia zuweilen eine völlige Verwachsung der Thekae benachbarter Blüten eintritt.

Wir haben also in den Blüten von Arum maculatum Einrichtungen komplizierter und anspruchsvoller Art gegeben, die sich zwar teleo-

---

1) Doch ergaben weitere im Sommer angestellte Versuche, daß Geitonogamie wohl nur eine sehr untergeordnete Rolle spielt; Nachuntersuchung der unklaren Sachlage ist nötig.

logisch-theoretisch zunächst deuten lassen. Daß sie relativ zweckentsprechend sind, lehrt der Erfolg derselben, daß sie aber nicht direkt nötig, mehr Luxusausstattungen vom ökonomischen Standpunkt aus, die sich die Art eben leisten kann, zeigt das Experiment. Es geht so, es ginge aber auch anders und einfacher, pflegt Goebel in derartigen Fällen, deren er so viele aufgedeckt, zu sagen. Sein großes Verdienst ist es unzweifelhaft, durch seine Skepsis in teleologischen Angelegenheiten einen frisch anregenden Impuls gegen eine allzu konstruktiv-teleologische Richtung gegeben zu haben. Das wird auch der zugeben müssen, der die Skepsis Goebels nicht bis zum Ende mitmachen will, und das sind vor allem jene, die der darin enthaltene Verzicht nicht zur Befriedigung führen kann. Leick hat im Falle der Araceen-Blüten z. B. die Besonderheiten des Wärmephänomens selbst bis in Einzelheiten auf Grund des Blütenbaus usw. teleologisch zu erklären versucht (er bezeichnet seine Folgerungen selbst ausdrücklich als hypothetisch) und meint abschließend, daß sie sehr wohl als Anlockungsmittel für Insekten aufgefaßt werden können. Seinen morphologisch-blütenbiologischen Parallelreihen liegt zunächst nur zugrunde, daß sich innerhalb der Araceen Reduktionsreihen derart aufstellen lassen, daß sich erst die männlichen und dann die anspruchsvolleren weiblichen Blüten bzw. Organe vom Ende der blütentragenden Säule immer mehr zurückziehen. Die trotzdem sich dortselbst oft reichlichst ansammelnden Reservestoffe werden dann aus unbekannter Ursache plötzlich „verbrannt". Auffällig dabei ist, daß Teile, in denen eine Weiterdifferenzierung so früh unterbleibt, die also in diesem Sinne als rückgebildet bezeichnet werden können, doch so große Anziehung auf den Nährstoffstrom ausüben und daß die gesammelten Stoffe dann aktiv vernichtet werden. Eine Zweckmäßigkeitsdeutung liegt da natürlich nur allzu nahe, aber mir scheint, daß sie gerade für eine ausgesprochen tropische Familie erst zu beweisen wäre. Außerdem dürfte man dann Eigenheiten, wie z. B. das Zusammenfallen der stärksten Selbsterwärmung mit der wärmsten Tageszeit, wie es bei manchen Arten festgestellt oder die doch sicher nicht günstige kurze Dauer der Befruchtungsfähigkeit, z. B. bei Arum maculatum, nicht totschweigen. Was sich auf Grund unserer Ansicht bezüglich der Genesis derartiger Organe (Selektionswert usw.) ergibt, braucht nicht näher ausgeführt zu werden.

Das Erwärmungsphänomen.

Über Arum maculatum bzw. italicum hat G. Kraus umfassende Angaben gemacht, alle übrige Literatur ist bei Leick 1910 zu finden.

Für unsere Zwecke kommen noch besonders die beiden weniger bekannten Arbeiten von M. Hahn und Th. Weevers in Betracht.

Daß es sich um eine höchst energische Verbrennung im wesentlichen von Stärke handelt, ist einwandfrei längst bewiesen und insbesondere Kraus zeigte, daß die Oxydation sehr vollkommen bis zum Endprodukt CO_2 verläuft. Er fand ferner, daß in H_2- bzw. CO_2-Atmosphäre die Erwärmung fast völlig unterbleibt. Ersteren Versuch hatte schon Erikson mit gleichem Erfolg angestellt. Kraus betont ferner die Notwendigkeit einer intakten Papillenoberfläche des Spadix und legt auch besonderen Wert darauf, daß das ursprünglich fein granulierte Plasma der Papillen nach der Erwärmung homogen und stark lichtbrechend geworden sei. Bei A. maculatum sah ich diese Erscheinung zwar ebenfalls, allein viel weniger ausgeprägt. Die Versuche, durch partielles Bestreichen der Keulenoberfläche mit Glyzerin, Alkohol, Öl usw. eine lokale Hemmung der Oxydation zu erzielen, ergaben annähernd das gleiche Resultat wie bei Kraus, d. h. die Stärke blieb hier weitgehend erhalten. Stärkere Verletzungen, auch lokale Zerstörung der Oberfläche mit einem schwach glühenden Platindraht, oder heißem Glasstab, bewirken Unterdrückung der Oxydation in der ganzen Keule. Im übrigen wurden mikroskopisch keine Veränderungen nachgewiesen, die zweifelsfrei mit dem physiologischen Phänomen zusammenhingen, denn die (alkalische) Blaufärbung und klumpige Ausfällung des Anthozyans trat dazu viel zu unregelmäßig auf. Jedenfalls spielt der rote Farbstoff als solcher keine direkte Rolle, denn auch in hellgelben Keulen findet die Oxydation statt, wie das auch bei Arum italicum der Fall ist.

Es wurde nun der Einfluß von Anästhetika und einigen anderen Gasen untersucht. Die frischen, warmen Keulen (d. h. die ganzen Blütenstände) kamen in 3,2 l fassende, dicht schließende Zylindergläser und standen in einem kleinen Wassergefäß. Die Thermometer ragten von oben herein und waren zweifach mit Wolle dicht an der Keule mit ihren zylindrischen Quecksilbergefäßen befestigt. Das Chloroform usw. wurde immer erst nach einiger Zeit, nachdem der Thermometerstand genügend konstant war, ohne sonstige Störung durch ein Röhrchen im Deckel zugefügt, an dessen unterem, inneren Ende sich ein kleiner Wattebauschen befand, von dem aus die Verdampfung sehr rasch erfolgt. In ähnlicher Weise wurde HCN bzw. SO_2 erst innerhalb des Versuchsgefäßes entwickelt. Die Temperatur während eines Versuches schwankte nur wenig, höchstens 0,3°. Kontrollen ohne Zusatz von Gasen ergaben Brauchbarkeit der Anordnung, das Phänomen verlief

normal, etwa 3^h lang, dann machten sich zuweilen Störungen geltend. Die eigentlichen Versuche wurden deshalb nie zu lange ausgedehnt. Die Kürze der in Frage kommenden Zeit erlaubte nur eine relativ geringe Anzahl von Versuchen, doch sind die folgend erwähnten, jeweils unter mindestens 3 analog verlaufenden herausgegriffen. Resultate mit Chloroform und Äther gibt folgendes Diagramm.

Es bedeutet *a* die Zufuhr von 0,5 ccm Chloroform in das 3,2 l-Gefäß; *b* die von 0,2 ccm Chloroform; *c* die von 0,5 ccm Äther; *F* die Überführung der sonst unberührten Pflanze in ein gleiches Gefäß mit reiner Luft nach kurzfristigem ($^1/_2$—1 min.) Verweilen in der freien

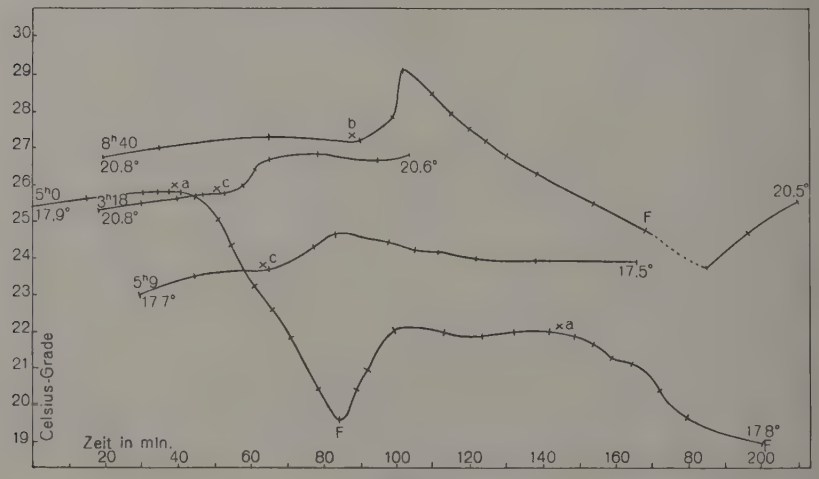


Fig. 1.

Luft. Die punktierte Linie im einen Fall bezeichnet die nicht berücksichtigte Abkühlung während dieser Manipulation. Die Zahlen am Anfang der Kurven geben die Zeit des Versuchsbeginns bezw. die Außentemperatur an, die am Ende ebenfalls die Außentemperatur.

Man erkennt, daß schon geringer Chloroformgehalt der Luft die physiologische Verbrennung weitgehend hindert, daß aber bei noch geringerer Menge (0,2 ccm pro 3,2 l) eine rasch vorübergehde Stimulation (Endkonzentration des diffundierenden Chloroforms wohl nicht sofort erreicht!) auftritt. Die Ätherkurven zeigen, daß Äther in weit höherer Konzentration stimulierend wirkt. In anderen Fällen waren 0,5 ccm Äther wirkungslos, auch noch 1 ccm und erst 2—3 ccm verursachen langsamen Temperaturabfall. Weiter wurden unter sonst gleichen Bedingungen verwendet 0,5 ccm konz. Ammoniak, in welcher

Atmosphäre erst nach 10—15 Minuten, nachdem der Spadix bereits weitgehend verfärbt war und zahlreiche Wassertröpfchen auspreßte, Temperaturrückgang einsetzte. SO_2 aus 0,5 g Na_2SO_3 entwickelt, erzielte schon nach 5 Minuten langsamen Temperaturrückgang, der aber selbst nach $^1/_2$ Stunde erst 1—2° betrug, und ähnlich gering war der Erfolg von 0,5 oder 1 ccm Eisessig. Sehr rasch dagegen wirkte Blausäure (aus 100 mg KCN); der schon nach 1 Minute einsetzende Rückgang ließ z. B. in einem Fall die Temperatur innerhalb von 11 Minuten von 32,2° auf 25,8° sinken. Guajakol und Nelkenöl in Konzentrationen, die bereits intensivst riechende Atmosphären schafften, erwiesen sich als wenig wirksam, doch konnten diese Orientierungsversuche nicht mehr weiter verfolgt werden. Im ganzen ergibt sich, daß die Blausäure die intensivste Wirkung zukommt, dann folgen die typischen Anästhetika, wobei Chloroform wesentlich stärker wirkt als Äther. Die ausgesprochen sauren bzw. basischen Agentien hingegen wirken schwächer, auch das so ausgesprochen reduzierende SO_2 doch ließ sich in allen Fällen, abgesehen von schwacher Narkose, auch nach Überführung in Frischluft eine neuerliche wesentliche Temperaturerhöhung nicht fesstellen. Man sieht, die Resultate weisen auf typische „vitale“ Vorgänge hin, wobei vorläufig der Versuch etwa einer kolloidtheoretischen Deutung noch unterlassen werden soll.

Es wurde zur Orientierung das Verhalten ganzer Pflanzen in Chloroformatmosphäre untersucht. Topfpflanzen mit noch nicht vollentwickelten Knospen (etwa 6—8 Tage vor dem Aufblühen) kamen in dichten Glasglocken in Atmosphären, die pro 1 l 0,1, 0,2, 0,5 und 1 ccm Chloroform (gerechnet als Flüssigkeit) enthielten. In der schwächsten Konzentration erfolgte das Aufblühen zwar stark verzögert, aber regelmäßig bis zum Ende, in der folgenden langsamer und unvollkommener, bei 0,5 ccm blieben die Pflanzen zwar wochenlang am Leben, entwickelten sich aber kaum weiter (nach 1 Woche zeigten z. B. die Papillenzellen ihre Lebendigkeit durch Plasmolyse mit HNO_3), 1 ccm pro 1 l schädigte von Anfang an schwer. In allen Fällen verbrannten die Keulen ihre Stärke kaum oder gar nicht. Abgeschnittene Blüten verhielten sich ähnlich. Alle diese Ergebnisse ließen ungünstige Resultate der nun folgenden Enzymversuche erwarten.

Nebenbei wurde eine Anzahl Blüten bzw. Keulen kurz vor der Erwärmung in Stickstoffatmosphäre gebracht. Wie zu erwarten, unterblieb die Erwärmung, die Stärke blieb weitgehend erhalten, doch wiesen die Keulen nach 1 Woche (waren im übrigen frisch) intensiven Buttersäuregeruch auf.

Über die Enzyme in der Keule soll hier nur vorläufig und summarisch berichtet werden. Der ganz schwach sauere Preßsaft reduziert sehr stark $KMnO_4$, wobei es auffällt, daß bereits eingetretene starke Rötung rasch wieder verschwindet, was noch mehrmals nacheinander beobachtet werden kann. Ähnliches fand schon Hahn bezüglich Jodentfärbung. Er reduziert ferner ammoniakalische Silberlösung und dreiwertiges Eisen. Er enthält ferner:

1. eine stark wirkende Diastase von normalem Verhalten. Ph = Optimum bei ca. 5,0. Schwach beeinträchtigt durch Chloroform, stark durch Sublimat und Blausäure, schwach gefördert durch $FeSO_4$ und $KH_2PO_4 + K_2HPO_4$, sehr kräftig durch $MnSO_4$. Durch absoluten Alkohol fällbar. Keulen aus Knospen, die noch ca. 3 Tage vor der Entfaltung standen, lieferten wenig wirksame Präparate. Dies ist der einzige Hinweis auf den Grund des Eintretens der Oxydation, der weiter untersucht werden soll. Auffällig war die geringe Wirksamkeit auf nicht „gelöste" Stärkekörner;
2. eine Invertase (vgl. Hahn);
3. eine Katalase von starker Aktivität. Im Trockenpräparat wesentlich geschwächt. Wässerige Auszüge davon entwickeln aus verd. H_2O_2 nur langsam O_2. Zusatz von fein gepulverter Blutkohle, die für sich allein H_2O_2-Lösung langsam zersetzte, rief in H_2O_2-Lösung, die von dem Arum-Trockenpräparatauszug eine geringe Menge enthielt, stürmische Zersetzung hervor. Kurzes Kochen schwächt die Katalase-Wirkung nur wenig;
4. eine Oxydase. Legt man Schnitte von der Keule so in Methylenblaulösung, die durch Hydrosulfit entfärbt wurde, unter Deckglas, daß die Grenze von Flüssigkeitsschicht und Luft auch an den Rändern der Schnitte vorbeigeht, so tritt sofort an diesen und nur an diesen Schnitträndern intensive Bläuung ein;
5. ein proteolytisches Enzym, wie es schon Hahn fand;
6. ein Enzym, das Glukose wenigstens teilweise oxydiert. Nach dem Verfahren von Weevers wurde schwache CO_2-Entwicklung und Ansäuerung festgestellt, doch lange nicht so kräftig wie bei diesem Forscher, der mit Sauromatum arbeitete.

Die Versuche, auf direktem Wege aus dem wässerigen Auszug oder auf dem Umweg über Alkoholfällung oder mittels Glyzerinauszug zu einem haltbaren, stark aktiven Trockenpräparat oder über-

haupt Dauerpräparat zu gelangen, sind bisher, abgesehen von der diastatischen Wirkung, gescheitert. Die zuckeroxydierende Wirkung ließ sich nur nach dem Verfahren von Hahn, aber äußerst geschwächt, länger erhalten. Im allgemeinen fiel stets die außerordentliche Labilität bzw. kurze Dauer der Wirkung auf. Vielleicht handelt es sich auch hier im wesentlichen um „gebundene" Enzyme bzw. Enzym-Kombination, deren Wirksamkeit mehr oder minder eng an das lebende Protoplasma geknüpft ist (vgl. auch Benecke in „Pflanzenphysiologie", S. 357). Die oben mitgeteilten Versuche mit Anästheticis sprechen wohl dafür. Doch soll mit dieser Mutmaßung natürlich nicht das letzte verzichtende Wort gesprochen sein.

Literatur.

Breitenbach, W., Über die Blüteneinrichtungen von Arum ternatum. Bot. Zeitschr. 1879. Entgegnung dazu von H. Müller, ebenda.

Engler, A., Das Pflanzenreich. Araceae. Leipzig 1905—20.

Goebel, K., Organographie und Ergänzungsband. 2. Aufl. Jena 1913—1920.

Hahn, M., Chemische Vorgänge im zellfreien Gewebssaft von Arum maculatum. Ber. deutsche chem. Ges. 33/1900, Bd. 3.

Leick, E., Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen. Diss. Greifswald 1910. Die Erwärmungstypen der Araceen. Ber. deutsche bot. Ges. 1915.

Weevers, Th., De werking der ademhalingsenzymen van Sauromatum venosum Versl. K. Ak. Wet. Amsterdam, XX, Juni 1912.

Untersuchungen
über die Kohlensäureabgabe aus keimenden Erbsensamen.

Von **Hermann Sierp.**

Mit 1 Kurve im Text.

Einleitung.

Die vorliegenden Untersuchungen gingen aus dem Bestreben hervor, die quantitativen Beziehungen, die zwischen der Wasserabgabe der Pflanzen und den wichtigsten Lebensprozessen bestehen, genauer zu untersuchen. Es zeigte sich gleich beim Studium der Abhängigkeit der Atmung von der Größe der Transpiration, daß zunächst eine erneute Untersuchung über die Abgabe der Kohlensäure aus den Pflanzen notwendig sei. Aber auch diese Fragestellung birgt manche Schwierigkeiten in sich, was mich weiter veranlaßte, zunächst einmal ein möglichst einfaches Objekt herauszugreifen, das keine Spaltöffnungen, Interzellularen, usw. hat. Es wurden die Samen von Pisum gewählt und die Kohlensäureabgabe beim Atmungsprozeß genauer studiert.

Die Atmung von keimendeu Erbsen ist oft untersucht worden. Man hat aber meistens sich damit begnügt, die Größe der Atmung durch die Menge der Kohlensäure innerhalb einer bestimmten Zeit festzustellen, und sich wenig darum gekümmert, daß auch die Abgabe der im Innern der Samen erzeugten Kohlensäure ein komplizierter Vorgang sein kann, der unbedingt eine weitere Analyse verlangt. Die meisten Forscher haben weniger auf die Veränderung der Kohlensäuremenge in kürzeren Zeitabschnitten geachtet, sondern sehr oft sich mit einem Durchschnittswert eines größeren Zeitinterwalls begnügt. Wurde der Einfluß äußerer Bedingungen auf die Atmung untersucht, so wartete man für gewöhnlich nach der Änderung eine bestimmte Zeit, bis die Pflanzen sich an den neuen Zustand gewöhnt hatten, und bestimmte dann die Größe der Kohlensäureabgabe, und zwar zumeist innerhalb eines größeren Zeitabschnittes, ohne also die Veränderung gleich nach der Abänderung des Außenfaktors und während des oft lange Zeit dauernden Versuches zu beachten. Und doch glaube ich, daß uns gerade solche Beobachtung über manches aufklären kann.

Es stellte sich nach einigen Vorversuchen heraus, daß es besser ist, mit reinen Linien zu arbeiten, wenn man vergleichbare Ergebnisse erzielen will. Die meisten Untersuchungen wurden mit der reinen Linie „Solo“ vorgenommen. Ich verdanke das Samenmaterial der großen Liebenswürdigkeit von Dr. Ackerman in Svalöf, der mich mehrere Male in reichlichem Maße mit Material versorgte. Es sei ihm auch hier noch einmal herzlichst gedankt.

Methode der Versuche.

Ein großer Teil der im folgenden mitgeteilten Versuche wurde mittels der Apparatur vorgenommen, die in den Untersuchungen, die von Noack und mir über die Physik der Transpiration gebraucht wurde, und an anderer Stelle[1]) ausführlich beschrieben worden ist. Der dort benutzte Apparat gestattete es, Temperatur, Windgeschwindigkeit und Feuchtigkeit konstant zu halten und beliebig zu variieren, so daß er für genaue Untersuchungen wie die vorliegenden sehr brauchbar ist. Er hat nur den Nachteil, weniger handlich zu sein. Für eine Anzahl von Versuchen, bei denen es nicht darauf ankam, die Feuchtigkeit zu variieren, erwies sich eine einfache Apparatur als ausreichend. Die Samen kamen in eine kleine Gaswaschflasche von bestimmter Konstruktion, die mir für diese Zwecke geeignet erschien. Ich fand diese Flasche im Institut von Halle, in dem der größte Teil dieser Untersuchungen ausgeführt wurde, vor. Die luftzuführende Glasröhre war unten kugelig geformt und durch vier kleine Öffnungen konnte die Luft in das Gefäß gelangen, in dem die Erbsen um die kugelige Erweiterung der Einführröhre lagen. Um der durchstreichenden Luft auf ihrem Wege einen weiteren Widerstand zu geben, waren über die Samen vier übereinander stehende Glasglocken, die durch die in der Mitte durchgehende Röhre gehalten wurden, gestülpt. Die Glocken hatten nur je zwei Ausführungsgänge, die zudem bei den verschiedenen Glocken an verschiedenen Stellen angebracht waren. Das Gefäß konnte im ganzen 100 cbcm Wasser fassen.

Sowohl in der ersteren, wie in dieser letzten Apparatur wurde die Luft, bevor sie in das Versuchsgefäß eintrat, gründlich von Kohlensäure befreit. Dies geschah durch zwei 1 m lange Pettenkofer-Röhren, die je 300 cbcm Barytwasser faßten, und durch zwei Waschflaschen, deren besondere Konstruktion eine möglichst vollständige Befreiung der Luft von Kohlensäure gewährleistete.

1) H. Sierp und K. L. Noack, Studien über die Physik der Transpiration. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921, Bd. 60, S. 461ff.

Im zweiten einfacher gebauten Apparat standen das Versuchsgefäß und die zwei Waschflaschen in einem größeren Topf, der ganz mit Wasser gefüllt war, das mittels Toluolregulator auf konstanter Temperatur gehalten wurde. Auf diese Weise herrschte im Versuchsgefäß während eines Versuchs stets gleiche Temperatur.

Die Kohlensäurebestimmung wurde mit der Pettenkoferschen Methode vorgenommen. Die aus dem Versuchsgefäß kommende Luft ging durch 75 cm lange Pettenkofer-Röhren, die mit 100 cbcm Barytwasser bestimmter Konzentration beschickt waren. Titriert wurde mit Oxalsäure. Die Zahlen wurden aus je drei Titrationen gewonnen, aus denen sie den Durchschnitt darstellen.

Als Luftquelle wurde bei den meisten Versuchen Preßluft verwandt. Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle Herrn Kollegen Erdmann, Halle, für seine so freundliche Hilfe, mich mit solcher zu versorgen, nochmals meinen Dank auszusprechen.

Für die Regulierung der Strömungsgeschwindigkeit sorgte ein Strömungsmanometer, wie es Willstätter bei seinen Versuchen verwandte, das in der oben erwähnten Arbeit von Noack und mir bereits ausprobiert war. In München, wo diese Untersuchungen ihren Abschluß fanden, stand mir Preßluft nicht zur Verfügung. Ich mußte mich mit Saugluft begnügen. Ich erhielt solche in ähnlicher Weise, wie es Fernandes[1]) kürzlich beschrieben hat: Das Wasser der Wasserleitung wurde in ein hochaufgestelltes Gefäß geleitet, das einen seitlichen Ausfluß hatte. Auf diese Weise konnte das Wasser immer auf einer bestimmten gleichen Höhe gehalten werden. Aus diesem Gefäß fiel es mittels einer kommunizierenden Röhre herab und ging unten durch eine Wasserstrahlluftpumpe hindurch, die dann aus dem Apparat die nötige Luft absaugte. In diesem Luftstrom herrschte vollständige Konstanz, wie die Zählung der Blasen einer eingeschalteten Waschflasche und auch die häufige Messung mittels eines Gasometers ergab. Die Strömungsgeschwindigkeit konnte durch weitere einzuschaltende Waschflaschen verringert und durch Anbringen mehrerer Wasserstrahlpumpen vergrößert werden. Diese letzte Methode der Luftsaugung ist ebenfalls sehr exakt, aber nicht so handlich im Gebrauch.

Zu jedem Versuch wurden ungefähr 10 g Samen im trockenen Zustand benutzt. Zumeist waren es 30 Samen, die dieses Trockengewicht ergaben. 10 Gewichtsbestimmungen von je 30 Samen aus

---

1) Fernandes, D. S. Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von Pisum sativum. Recueil des travaux botaniques néerl. 1923, Vol. XX.

einer mir von Dr. Ackerman zugesandten Samensendung ergaben ein Durchschnittsgewicht von 10,1 g; eine andere Sendung hatte einen etwas niederen Wert. Es wurden dann einfach entsprechend mehr Samen benutzt. Im übrigen ist eine größere Genauigkeit hier nicht notwendig. Die Quellung geschah immer im Thermostaten in demselben Gefäß und in 30 cbcm Wasser.

Die Versuche.

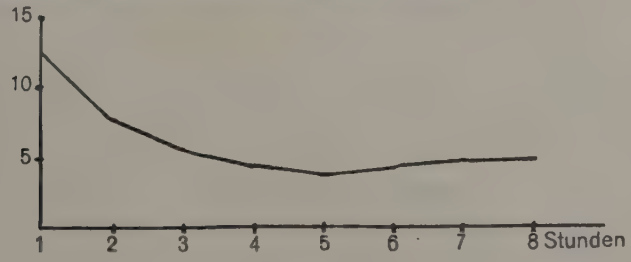
1. Die Kohlensäureabgabe von Samen in Wasser und in Luft.

Wir gehen von folgendem einfachen Versuch aus, bei dem die Kohlensäureabgabe nach 16 Stunden Quellungszeit stündlich bestimmt wurde. Die Samen blieben dabei in Wasser liegen und der kohlensäurefreie Luftstrom wird durch dieses hindurchgeschickt.

Versuch 1: Die Samen bleiben in Wasser, in dem sie sich während der Quellung befinden. Quellungszeit 16 Stunden. Temperatur 16,5—17,5° C. Strömungsgeschwindigkeit 1,5 l pro Stunde. Die Zahlen geben den Durchschnitt aus drei Versuchen.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8. Stunde
12,56	7,24	5,32	4,40	3,88	4,40	4,64	4,82 mg CO_2

Graphisch dargestellt ist dieser Versuch in der Abbildung 1. Auf der Abszisse sind die Zeiten und auf den zugehörigen Ordinaten die entsprechenden Kohlensäuremengen aufgetragen.



Kurve 1.

Der Versuch lehrt, daß die Kohlensäuremenge, welche die Samen nach einer längeren Quellungszeit in ruhigem Wasser abgeben, von Stunde zu Stunde abnimmt. Dieses Sinken hält 5 Stunden an und dann setzt ein schwaches Ansteigen des Wertes wieder ein. Die Zahlen geben den Durchschnitt aus drei Einzelversuchen. Ich habe hier, um Platz zu sparen, darauf verzichtet, die einzelnen Versuche anzuführen und kann dies um so eher, als alle sich ziemlich gleich verhielten. Nur in einem trat das Minimum erst 6 Stunden nach Beginn der Messung ein.

Dasselbe Bild des Abfallens bekommt man auch, wenn man nicht Luft durch das Wasser durchleitet, sondern Wasserstoff, wie der folgende Versuch erkennen läßt. Der Wasserstoff wurde dabei einem Gasometer entnommen und durch den Apparat gedrückt, nachdem er in ganz der gleichen Weise wie vorher die Waschflaschen passiert hatte.

Versuch 2: Samen bleiben im Wasser, durch das Wasserstoff statt Luft geleitet wird. Quellungsdauer 12 Stunden. Temperatur 16,5—17,0° C. Strömungsgeschwindigkeit 1,5 l pro Stunde.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9. Stunde
7,96	4,48	3,68	3,08	3,00	3,28	2,64	3,24	2,24 mg CO_2

Die Kohlensäureabgabe wird auch hier von Stunde zu Stunde geringer. Bis zur 5. Stunde hält dies Fallen an. Während im ersten Versuch nach dem Fallen ein schwaches Ansteigen wieder eintritt, sieht man im zweiten Fall die Zahlen um einen gewissen Wert schwanken, sie steigen und fallen oft unter dem nach 5 Sunden festgestellten Wert. Dieses Schwanken wurde immer festgestellt, wenn die Samen im Wasser blieben und Wasserstoff durchgeleitet wurde. Wir dürfen in diesem ungleichen Verhalten wohl ohne Zweifel eine Wirkung des Wasserstoffes resp. des Sauerstoffmangels sehen. Auf das Abfallen der Kurve hat aber offenbar der Sauerstoffmangel keinen Einfluß. Die Strömungsgeschwindigkeit war in unserem Versuche eine geringe. Sie betrug nur 1,5 l pro Stunde. Man könnte einwenden, daß in den ersten Stunden kein Sauerstoffmangel vorhanden war. Es war aber, um eine möglichst schnelle Füllung mit Wasserstoff vorzunehmen, der Wasserstoffstrom, um wenigstens alle übrigen Teile des Apparates mit diesem zu füllen, vorher 4 Stunden vor Ansetzung des Versuches durch ihn hindurchgegangen. Ich habe aber auch den gleichen Versuch mit derselben Vorsichtsmaßregel mit einer dreimal so starken Strömungsgeschwindigkeit gemacht, bin aber zu keinem anderen Ergebnis gekommen. Eine noch höhere Strömungsgeschwindigkeit anzuwenden, gestattete leider der mir zur Verfügung stehende Gasometer nicht.

Worauf ist das starke Fallen in den ersten 5 Stunden zurückzuführen? Es braucht wohl kaum gesagt zu werden, daß nicht etwa Kohlensäure, welche im Apparat festgehalten wurde, für das Fallen verantwortlich zu machen wäre. Es wurde der Apparat stets vorher gründlich mit kohlensäurefreier Luft oder wie in dem vorigen Versuch mit Wasserstoff gelüftet. Auch Probeversuche haben mir nicht den geringsten Anhalt dafür gegeben, daß hier an Derartiges zu denken sei.

Die Tatsache, daß das Fallen auch im Wasserstoffstrom eintritt, läßt die Vermutung aufkommen, daß ein reinphysikalischer Vorgang vorliegt.

Man wird zunächst daran denken, daß durch das lange Liegen der Samen in Wasser dieses mit Kohlensäure angereichert sei. Diese Frage verlangte eine eingehende Untersuchung. Die Gefäße, in denen die Quellung vorgenommen wurde, standen stets offen an der Luft, trotzdem wird in dem Wasser reichlich Kohlensäure verbleiben. Andererseits wissen wir aber, daß dieses beim Einleiten von kohlensäurefreiem Luftstrom sehr bald von der Kohlensäure befreit wird.

Durch die folgenden Versuche wollen wir uns ein ungefähres Bild von der Entleerungsgeschwindigkeit machen. Es wurde das Versuchsgefäß nur mit Wasser gefüllt und durch dieses eine Zeitlang ein Kohlensäurestrom geleitet, wodurch das Wasser möglichst mit Kohlensäure gesättigt wurde. Dann wurde dieses Gefäß schnell in den Apparat eingeschaltet und die Kohlensäure durch kohlensäurefreien Luftstrom wieder weggenommen. Dadurch, daß die Barytröhre alle 10 Minuten ausgewechselt wurde, wurde ungefähr die Zeit festgestellt, nach welcher die vollständige Entleerung vollendet ist. Diese wird natürlich von vielen Faktoren abhängen. Die Versuche konnten nicht mit allen für eine genaue Bestimmung notwendigen Vorsichtsmaßnahmen vorgenommen werden, sie sollen uns auch nur ein ungefähres Bild geben. Eine große Rolle spielt natürlich die Strömungsgeschwindigkeit und die Temperatur.

Versuch 3: Entleerung eines mit Kohlensäure gesättigten Wassers bei verschiedenen Strömungsgeschwindigkeiten. Beobachtungsintervall je 10 Minuten. Temperatur 19,5° C.

Strömungsgeschwindigkeit	0—10 Min.	10—20 Min.	20—30 Min.	30—40 Min.
4 l pro Stunde . . .	81,56 mg CO_2	7,80 mg CO_2	0,84 mg CO_2	0 mg CO_2
9 l „ „ . . .	82,96 „ „	6,36 „ „	0,12 „ „	0 „ „
21 l „ „ . . .	81,44 „ „	6,64 „ „	0 „ „	0 „ „

Bei diesen Strömungsgeschwindigkeiten und dieser Temperatur war also nach einer halben Stunde alle Kohlensäure abgegeben und das Wasser wieder vollständig frei an Kohlensäure.

Über die Entleerung bei geringerer Windstärke und niederer Temperatur sollen die beiden folgenden Versuche uns ein Bild geben.

Versuch 4: Durch Wasser wird 4 Stunden lang ein Kohlensäurestrom geleitet, dann dieses durch kohlensäurefreien Luftstrom entleert. Beobachtungszeit je 10 Minuten.

a) Strömungsgeschwindigkeit 1,5 l pro Stunde. Temperatur 14,5° C.

0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	70—80	Minuten
27,72	8,68	6,44	5,48	3,32	1,04	1,24	0	mg CO_2

b) Strömungsgeschwindigkeit 15 l. Temperatur 16,8° C.

0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	Minuten
68,0	7,64	0,96	0,20	0	0	mg CO_2

In dem Versuch 4a) lag der aller denkbar ungünstigte Fall vor, wie er in keinem unserer Versuche verwirklicht ist. Hier ist die Entleerung nach einer Stunde 10 Minuten erreicht. Die in dem Wasser, in dem die Samen liegen, vorhandene Kohlensäure, ist gegenüber der in den obigen Versuchen in dem Wasser befindlichen Kohlensäuremenge gering; denn die Gefäße standen ja offen an der Luft, so daß wir wohl kaum fehlgehen, wenn wir sagen, daß die Kohlensäure, die durch Ansammlung während der Quellung in ihm sich fand, sehr bald, zum mindesten in der ersten halben Stunde aus dem Wasser weggenommen worden ist.

Um über die Kohlensäureabgabe in der ersten Stunde, wenn die Samen im Wasser bleiben, ein besseres Bild zu bekommen, will ich noch zwei Versuche hier anführen, in denen eine Stunde lang ebenso wie in den beiden obigen blinden Versuchen alle 10 Minuten beobachtet wurde. Nach dieser Stunde habe ich die Beobachtung alle 2 Stunden durchgeführt.

Versuch 5: Samen in Wasser verbleibend. Quellungszeit 48 Stunden. Beobachtungszeit in der ersten Stunde alle 10 Minuten, dann alle 2 Stunden. Temperatur 19,5° C. Strömungsgeschwindigkeit 6 l pro Stunde.

1. Stunde								
0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60 Min.	2. u. 3.	4. u. 5.	6. u. 7. Stunde
19,84	8,44	5,52	3,88	2,16	1,84	7,02	5,54	4,66 mg CO_2
zusammen 41,68						p. St.	p. St.	p. St.

Versuch 6: Samen in Wasser verbleibend. Quellungszeit 48 Stunden. Temperatur 20° C. Strömungsgeschwindigkeit 20 l pro Stunde.

1. Stunde								
0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60 Min.	2. u. 3.	4. u. 5.	6. u. 7. Stunde
21,68	6,44	3,20	2,56	1,88	1,44	4,84	3,76	4,24 mg CO_2
zusammen 37,20						p. St.	p. St.	p. St.

Wir sehen aus diesen Versuchen, daß nur zwischen dem 1. und 2. Zeitinterwall ein größerer Sprung vorliegt, daß also bereits sehr bald ein ganz kontinuierliches Fallen der ausgeschiedenen Kohlensäuremenge eintritt, das dann, wie wir oben bereits feststellten, lange Zeit anhält. Der in dem ersten Intervall eintretende größere Sprung ist sicherlich mit auf eine Anreicherung des Wassers an Kohlensäure zurückzuführen, aber das weitere kontinuierliche Fallen der Kohlensäuremenge kann wohl kaum hierin seine Ursache haben, da die so starke Windgeschwindigkeit im zweiten Versuch dies nicht ermöglichte.

Daß eine Ansammlung der Kohlensäure in dem Versuchswasser nicht wesentlich in Frage kommen kann, läßt sich zudem auch ganz einfach durch andere Versuche zeigen. Wir gießen einmal bei Beginn

der Kohlensäurebestimmung das Wasser des Versuchsgefäßes ganz fort und ersetzen es schnell durch solches, in dem keine Kohlensäure mehr vorhanden ist.

Versuch 7: Wasser wird abends und morgens vor dem Versuch durch kohlensäurefreies ersetzt. Quellungszeit 20 Stunden. Temperatur 18° C. Versuchstemperatur 20° C. Strömungsgeschwindigkeit 5 l pro Stunde. Beobachtungszeit alle 2 Stunden.

8—10	10—12	12—2	2—4 Uhr
7,08	2,52	2,08	1,96 mg CO_2 pro Stunde

Also auch hier ein Fallen in der gleichen Weise wie oben.

Im folgenden Versuch 8 wurde beim Beginn des Versuches alles Wasser ganz weggeschüttet, so daß nunmehr die Samen in Luft lagen.

Versuch 8: Wasser zu Beginn des Versuches weggeschüttet. Quellungszeit 48 Stunden. Temperatur 20° C. Beobachtungsintervall zu Anfang 1 Stunde, dann je 2 Stunden. Strömungsgeschwindigkeit 7 l pro Stunde.

8—9	9—11	11—1	1—3	3—5 Uhr
12,28	3,80	2,20	2,04	1,80 mg CO_2 pro Stunde

Wir wollen diesem noch einen weiteren Versuch anfügen, in welchem wieder in der ersten Stunde alle 10 Minuten die Kohlensäureabgabe gemessen wird. Das Wasser ist wie im vorigen weggeschüttet worden, so daß die Samen in der Luft liegen. Es ergibt sich dann das folgende Bild.

Versuch 9: Wasser wird zu Beginn des Versuches weggeschüttet. Quellungszeit 48 Stunden. Strömungsgeschwindigkeit 3,2 l pro Stunde. Temperatur 20° C. Beobachtungszeit in der ersten Stunde alle 10 Minuten, dann alle 2 Stunden.

1. Stunde									
0—10 Min.	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	2. u. 3.	4. u. 5.	6. u. 7.	8. u. 9. Std.
5,56	3,28	1,72	1,40	1,10	0,80	4,18	3,10	2,96	3,42 mg
zusammen 13,86						p. Std.	p. Std.	p. Std.	p. Std. CO_2

Der hohe Wert im ersten Intervall, wie er im Versuch 5 und 6 gefunden wurde, und der sicherlich auf einer Anreicherung des Wassers an Kohlensäure, in der im Verhältnis zu anderen Versuchen langen Quellungszeit entstanden ist, fehlt hier ganz. Es ergibt sich also hieraus ganz deutlich, daß eine Anreicherung des Wassers an Kohlensäure durch keimende Samen wohl den Wert der ersten 10 Minuten heraufdrückt, daß aber sonst diese Anreicherung für die Erklärung des Fallens der Werte keine Bedeutung hat.

Wenn man die Luft durch Wasserstoff ersetzt, so ist das Ergebnis kein wesentlich anderes, wie der folgende Versuch 10 zeigt.

Versuch 10: Wasser wird zu Beginn der Kohlensäurebestimmung weggeschüttet und Wasserstoff über die Samen geleitet.

a) Quellungszeit 15 Stunden. Temperatur 19,5° C. Strömungsgeschwindigkeit 1,5 l pro Stunde. 1. Beobachtungsintervall $^1/_2$ Stunde, alle weiteren je 1 Stunde.

$8^1/_2$—9	9—10	10—11	11—12	12—1	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6 Uhr
14,64	5,04	3,78	3,08	2,64	2,06	2,24	2,40	2,76	2,76 mg CO_2

b) Quellungszeit 48 Stunden. Temperatur 19,0° C. Strömungsgeschwindigkeit 1,5 l pro Stunde. Beobachtungsintervall je 1 Stunde.

9—10	10—11	11—12	12—1	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7 Uhr
16,60	8,48	7,08	6,08	6,40	5,92	5,84	5,80	6,92	5,56 mg CO_2

Die Versuche ergeben also immer dasselbe Bild. Sicher ist, daß die Kohlensäure, die hier in den einzelnen Stunden festgestellt wird, aus dem Samen kommt.

Es fragt sich nun weiter, ob der stets festgestellte, stundenlang einhaltende Abfall auf eine Lebenstätigkeit der keimenden Samen beruht, oder ob auch dieses Fallen physikalisch zu erklären ist. Es ist doch sehr wohl der Fall möglich, daß Absorptions- und Diffusionsvergänge hier im Spiele sind, die die Kohlensäure schwerer und darum langsam nach außen gelangen lassen. Es sind ja in der Literatur der letzten Zeit solche Vorgänge öfters studiert und als wichtig, besonders für die Assimilation, erkannt worden. Ich kann auf diese Fragen hier im einzelnen nicht näher eingehen, verweise aber auf die bekannten Arbeiten von Willstätter und Stoll[1]) und auf die Untersuchungen von Warburg[2]). In diesen Arbeiten wird den Absorptionserscheinungen erhöhte Aufmerksamkeit geschenkt.

In den Samen liegt ein sehr fest gefügtes System von Zellen vor und dieses wird die Kohlensäure weniger leicht abgeben. Wenn die Samen in der Luft resp. in Wasserstoff liegen, so ist der Abfall zu Anfang des Versuches am größten. So ist beispielsweise im Versuch 9 der Wert in der ersten halben Stunde fast dreimal so groß wie in der ganzen Stunde nachher. Sicherlich werden hier Fragen mit hineinspielen, die wir bei der Frage der Entleerung von mit Kohlensäure gesättigtem Wasser berührten. Daß tatsächlich gallertartige Stoffe sich anders verhalten als Wasser, ist wohl selbstverständlich und soll durch den folgenden Versuch belegt werden.

Versuch 11: Ein zylindrischer Agar-Agar-Block (1,5 %) von einem Durchmesser von 3 cm und einer Höhe von 2 cm steht 72 Stunden lang in Wasser, durch das ständig ein CO_2-Strom hindurchgeht. Das Wasser wird dann abgegossen und

1) Willstätter und Stoll, Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1918.

2) O. Warburg, Zeitschr. f. Elektrochemie 1922.

die Abgabe von Kohlensäure in je 10 Minuten bestimmt. Temperatur 16° C. Strömungsgeschwidigkeit 1,5 l pro Stunde.

10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110 Minuten
83,16	31,84	9,32	4,56	1,76	0,60	0,56	0,52	0,40	0,10	0 mg CO_2

Also erst nach einer Stunde 50 Minuten ist nunmehr die Entleerung herbeigeführt.

Noch länger hätte die Entleerung gedauert, wenn wir den Agar-Block in Wasser liegen gelassen hätten, wie Versuch 12 zeigen kann.

Versuch 12: Derselbe Agar-Agar-Block wie in Versuch 11 wird unter Wasser 72 Stunden mit Kohlensäure gesättigt und dann durch das Wasser ein kohlensäurefreier Strom geschickt. Temperatur 16° C. Strömungsgeschwindigkeit 1,5 l pro Stunde. Die abgegebene Kohlensäuremenge wird alle 10 Minuten bestimmt.

10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120 Minuten
56,08	24,60	17,56	10,4	5,24	3,68	3,12	2,40	1,64	1,36	0,92	0,60 mg CO_2

In diesem Versuch ist die Entleerung nach 2 Stunden so weit gelangt, wie sie im Versuch 11 nach einer Stunde war. In den keimenden Samen liegen natürlich ganz andere Verhältnisse vor, die wir nicht direkt mit dem obigen Agar-Block vergleichen können. Diese Versuche sollten uns ja auch nur ein ungefähres Bild geben. Sie sagen uns aber, daß Vorgänge, wie wir sie bei unseren Samen beobachteten, nicht einfach auf eine Veränderung der Lebenstätigkeit der keimenden Samen geschoben werden müssen. Nach den beiden letzten Versuchen geht die Entleerung von Kohlensäure in Wasser langsamer vor sich wie in Luft. Wenn wir beispielsweise die Zahlen des Versuchs 9, in welchem die Samen in Luft liegen, mit den Werten, die wir in Versuch 5 erhielten, wo die Samen sich in Wasser befinden, die aber sonst unter ganz ähnlichen Versuchsbedingungen standen, vergleichen, so erkennen wir, daß die Werte der Samen, die in Luft sich befinden, geringer sind als die der im Wasser liegenden. Andererseits spricht die Tatsache, daß das Fallen der Kohlensäurewerte der Samen in Luft und in Wasser ungefähr eine gleich lange Zeit anhält, dahin, daß auch die Atmungsintensität verändert sein kann. Wir müssen uns also zunächst weiter umsehen.

Ich gebe im Anschluß an das Vorhergehende noch einen Versuch hier wieder, in dem zu Beginn des Versuchs die Samen eine Viertelstunde lang unter dem Rezipienten einer Luftpumpe ausgepumpt wurden.

Versuch 13: Nach einer 15stündigen Quellungszeit bei 20° C wird das Wasser weggeschüttet und die Samen $^1/_4$ Stunde lang unter dem Rezipienten einer Luftpumpe ausgepumpt. Hierauf werden die Samen neu in den Apparat gestellt und die Kohlensäuremenge stündlich bestimmt. Strömungsgeschwindigkeit 1,5 l pro Stunde.

1	2	3	4	5	6 Stunden
4,80	3,36	2,36	1,96	1,84	3,28 mg CO_2

Es verändert also ein Auspumpen der Samen die Kohlensäureabgabe nicht. Auffallen muß das schnelle Ansteigen des Wertes in der 6. Stunde. Ich möchte auf diesen Versuch indes nicht allzuviel Wert legen, weil das Auspumpen und Wiedereinlassen von Luft größere Veränderungen der äußeren Faktoren mit sich bringt, die wenig zu kontrollieren sind.

2. Der Einfluß der Samenschale.

Wenn Permeabilitätsvorgänge bei der Kohlensäureabgabe mitsprechen, so könnte der Samenschale hierbei eine besondere Bedeutung zukommen. Durch die folgende Versuchsserie soll die Frage entschieden werden, ob geschälte Samen sich anders verhalten wie ungeschälte. Es wurde zu diesem Zwecke eine größere Anzahl von Versuchen mit geschälten und ungeschälten Samen gemacht, deren Gesamtergebnis in dem Versuch 14 zusammengetragen sind. Zu jedem Versuch wurde die gleiche Samenmenge 48 Stunden in einem Thermostaten, dessen Temperatur 20° betrug, zur Quellung gebracht. Nach dieser wurden in der einen Versuchsserie die Samen geschält, die anderen ungeschält gelassen. Um gleichzeitig noch eine weitere Frage zu entscheiden, wurde über die eine Hälfte der Versuche ein trockener, über die andere ein feuchter Luftstrom geschickt. Im ersten Falle wurde die Luft, wie dies an anderer Stelle beschrieben[1]) getrocknet, im anderen Falle ging sie von den Waschflaschen, ohne das Trockensystem passiert zu haben, gleich über die Samen. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug überall 16 l pro Stunde. Die Messung der abgegebenen Kohlensäure geschah alle 2 Stunden. Um die individuellen Schwankungen etwas auszugleichen, wurden immer je drei Versuche gemacht; die Zahlen in der nächsten Tabelle geben den Durchschnitt dieser jedesmaligen drei Versuche.

Versuch 14: Die Wirkung von feuchtem und trockenem Luftstrom auf geschälte und ungeschälte Samen. Temperatur 20° C. Quellungszeit 48 Stunden. Strömungsgeschwindigkeit 16 l pro Stunde.

	1. u. 2. Stunde	3. u. 4. Stunde	5. u. 6. Stunde	7. u. 8. Stunde
1. ungeschält, feuchter Luftstrom	6,28 mg CO_2	3,72 mg CO_2	2,80 mg CO_2	2,94 mg CO_2
2. ungeschält, trockener Luftstrom	4,84 „ „	3,52 „ „	2,44 „ „	2,36 „ „
3. geschält, feuchter Luftstrom	5,76 „ „	3,92 „ „	4,84 „ „	5,62 „ „
4. geschält, trockener Luftstrom	3,40 „ „	2,02 „ „	2,64 „ „	2,68 „ „

1) H. Sierp und K. L. Noack, Pringsheims Jahrb. 1921, S. 462.

Die geschälten Erbsen verhalten sich in der Tat anders wie die ungeschälten. Die ersteren erreichen ihr Minimum früher, schon in der 3. und 4. Stunde, während wir bisher dieses bei den ungeschälten niemals so früh feststellen konnten. Es hat also die Samenschale auf die Kohlensäureabgabe einen ganz bestimmten Einfluß. Es ist natürlich denkbar, daß in der Samenschale das Hindernis zu suchen sei, das zur Folge hat, daß das Minimum aus rein physikalischen Gründen bei ungeschälten Samen später eintritt. Es müßte dann aber auch bei geschälten Samen der Wert in der ersten Stunde ein entsprechend höherer sein als bei den ungeschälten. Dies ist nun nicht der Fall. Ganz offenbar greift hier etwas anderes ein. Man muß auch beachten, daß die Sauerstoffzufuhr nunmehr eine verschiedene ist. Ich habe wohl den Versuch gemacht, statt Luft über geschälte Samen Wasserstoff zu leiten. Diese haben aber nichts Neues gegenüber dem vorigen Versuch ergeben. Gegen solche Versuche läßt sich aber immer der Einwand machen, daß es nur langsam zu einer vollständigen Entleerung des Versuchsgefäßes von Sauerstoff kommen kann. Hier können nur ganz genaue quantitative Messungen des verbrauchten Sauerstoffs Aufklärung geben. Solche Versuche sind im Gange. Über sie wird später berichtet werden. Immerhin muß noch auf folgendes Ergebnis des vorigen Versuchs hingewiesen werden. Die geschälten Erbsen zeigen anfänglich, in der 1. bis 4. Stunde, gegenüber den ungeschälten einen geringeren Wert der Kohlensäuremenge, in den nachfolgenden 4 Stunden ist er aber wesentlich größer geworden. Besonders deutlich ist dies in den beiden Versuchen, in denen die Luft feucht war, ausgeprägt. Durch das Schälen wird also sicherlich die Kohlensäureabgabe gefördert.

Wir wollen noch einen Blick auf die Wirkung des feuchten und trockenen Luftstroms werfen, der sich hier recht markant ausgeprägt hat. Die Kohlensäureabgabe ist im trockenen Luftstrom stets geringer wie im feuchten. Besonders deutlich kommt dies bei den geschälten Samen zum Vorschein. Wir stellen also den gleichen Unterschied fest, den wir oben schon zwischen Samen in Luft und in Wasser fanden.

Man könnte gegen obigen Versuch einwenden, daß die Samen erst kurz vor dem Versuch geschält wurden. Dieser Prozeß dauert immer eine gewisse Zeit. Es könnte darauf etwa das frühere Eintreten des Minimums zurückgeführt werden. Dieser Einwand kann aber nicht gemacht werden, da im nächsten Versuch, der ebenfalls den Durchschnitt aus drei ganz gleich behandelten Versuchen wiedergibt, die Schälung der Samen am Abend vorher vorgenommen wurde. Die Samen standen dabei 12 Stunden vor dem Versuch in einer feuchten Kammer.

Versuch 15: Samen 12 Stunden vor der Kohlensäurebestimmung geschält. Temperatur 19,5° C. Strömungsgeschwindigkeit 15 l pro Stunde, feuchter Luftstrom.

1. u. 2.	3. u. 4.	5. u. 6.	7. u. 8. Stunde
7,17	4,61	4,83	5,30 mg CO_2 pro Std.

Also auch hier tritt bereits in der 5. und 6. Stunde ein Steigen der Kohlensäurewerte ein. Dieser Versuch zeigt gegenüber den früheren weiterhin das Neue, daß die Verhältnisse keine anderen werden, wenn die Samen vorher statt wie bisher in Wasser ruhig in der Luft liegen. In diesem letzten Versuch war, um eine zu starke Verdunstung zu vermeiden, die Schale mit einem Glas zugedeckt.

3. Einfluß der Temperatur.

Der Einfluß der Temperatur ist oft genau untersucht worden. Noch vor kurzem hat Fernandes[1]) eine sehr ausführliche und exakte Behandlung dieser Frage gegeben. Uns interessiert dieser Gegenstand nur deshalb, weil wir gerne wissen möchten, ob eine Herabsetzuug der Temperatur bewirkt, daß die Samen sich nunmehr ebenso langsam dem neuen Gleichgewicht anpassen, wie wir dies oben feststellten. Diese Frage muß deshalb gestellt werden, weil wir vielfach in der Literatur Angaben finden, die besagen, daß bei einer Änderung der Temperatur die Samen sich unmittelbar dem neuen Zustand anpassen. Ich kann auf eine eingehende Besprechung der hier in Betracht kommenden Literatur verzichten, da Kuyper[2]) und besonders auch Fernandes in der eben erwähnten Arbeit eingehend alle einschlägigen Fragen nach dieser Richtung bereits besprochen haben. Bei den bisher vorliegenden Untersuchungen wurde zumeist aber die Temperatur von einer niederen in eine höhere übergeführt. Wichtiger für uns ist das Umgekehrte.

Ich gebe im folgenden nur zwei von mir gemachte Versuche wieder, werde aber die meinen durch solche, die wir in der erwähnten Arbeit von Fernandes finden, ergänzen.

Um eine schnelle Änderung der Temperatur zu erhalten, wurde nach vorhergehendem Ausprobieren Wasser von bestimmter Temperatur bereitgehalten und dieses in den Behälter geschüttet, in dem das Versuchsgefäß stand.

---

1) Fernandes D. S., Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von Pisum sativum. Rec. des trav. bot. néerl. 20, 1923.

2) Kuyper J., Über den Einfluß der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Ebenda 7, 1910.

Versuch 16: Änderung der Temperatur beim ↓ von 34,5 auf 17° C. Samen bleiben im Wasser. Quellungszeit 16 Stunden bei einer Temperatur von 34,5° C. Beobachtung stündlich. Strömungsgeschwindigkeit 1,5 l pro Stunde.

8—9	9—10	10—11	11—12	12—1	1—2 Uhr
33,72	9,88	7,20	6,96	6,32	6,16 mg CO_2

2—3		3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9 Uhr
6,04	↓	3,16	3,36	2,92	2,32	2,82	3,12 mg CO_2

Versuch 17: Änderung der Temperatur beim ↑ von 16,5 auf 35° C und beim ↓ von 35 auf 16,5° C. Vor Beginn des Versuchs 10 Stunden ruhig in Wasser. Samen bleiben im Wasser. Strömungsgeschwindigkeit 1,5 l pro Stunde.

8 Uhr nachm. bis 8 Uhr vorm.			8—9	9—10		10—11	11—12 Uhr
2,02 pro Stunde			2,88	2,72	↑	5,84	7,24 mg CO_2

12—1	1—2		$2^1/_4$—$3^1/_4$	$3^1/_4$—$4^1/_4$	$4^1/_4$—$5^1/_4$	$5^1/_4$—$6^1/_4$ Uhr
6,36	5,68	↓	3,44	2,92	3,20	3,00 mg CO_2

Wir werfen zuerst einen Blick auf den Anfang des Versuchs 16. Die Samen standen vom Beginn an in der erhöhten Temperatur von 35°. Bisher haben wir das Verhalten der Samen nur in Temperaturen von 16—20° studiert. Wir sehen, daß auch in der erhöhten Temperatur das Fallen der Kohlensäurewerte besteht. Der erste Wert erreicht eine recht beträchtliche Höhe, fällt aber gleich im folgenden Zeitintervall erheblich herab, um nun langsam weiter zu sinken. Dieses Sinken hält hier sogar länger an, wie wir es in den meisten Versuchen bei niedrigen Temperaturen fanden, wo das Minimum nur ganz selten nicht nach 6 Stunden spätestens erreicht war; es ist nach 7 Stunden noch nicht eingetreten. Allerdings sind die Änderungen nicht mehr sehr große, so daß wir zum mindesten sagen dürfen, wir sind hier in dessen Nähe.

Fernandes ist diesem Abfallen der Werte nicht begegnet oder absichtlich aus dem Wege gegangen. Er setzt in seinen Versuchen stets die Samen 12 Stunden einem bewegten Luftstrom aus, bevor er seine Messungen begann.

Im zweiten Versuch standen die Samen zunächst unter einer Temperatur von 16,5° C und diese wurde erst am Morgen des Versuchs in die höhere von 35° übergeführt. Das Anpassen an die höhere Temperatur geht, wie dies auch Kuyper und Fernandes fanden, nicht so schnell, sondern dauert eine bestimmte Zeit. Es scheint der Wert aber zunächst über die für diese Temperatur normalen Werte zu steigen und dann entsprechend zu fallen. Solch starke Reaktionen fand Fernandes nicht. Das kann damit zusammenhängen, daß er eine andere Erbsensorte benutzte und vor allem auch damit, daß seine Samen sich in Luft befanden, während in unseren Versuchen diese in

Wasser blieben, durch welche ein kohlensäurefreier Luftstrom hindurchgeschickt wurde.

Nun aber gehen wir zu den uns besonders interessierenden Werten nach dem Temperaturfall über. Hier zeigen beide Versuche, daß ein kontinuierliches Fallen der Werte nicht eintritt. Im ersten Versuch ist der Wert in der ersten Stunde zu klein ausgefallen. Abgesehen hiervon ist ein 4 Stunden lang anhaltendes Fallen zu sehen. Im zweiten allerdings ist dieses viel geringer. Man könnte beim zweiten überhaupt im Zweifel sein, ob hier ein charakteristisches Fallen vorhanden ist, oder ob es sich hier nur um Schwankungen handelt, die bei Änderung der Temperaturen häufiger beobachtet werden.

Auch die hierher gehörenden Versuche von Fernandes lassen uns nicht zu einer klaren Vorstellung gelangen. Er hat zwei verschiedene Serien angestellt. In der ersten begann die Kohlensäurefeststellung 70 Stunden nach Beginn der Quellung. Diese Serie ist mit unseren Versuchen, da die Samen viel älter waren, nicht recht zu vergleichen. Sie lassen auch keinen besonderen Einfluß erkennen. Anders dagegen die zweite Serie. Die Samen lagen in dieser 9 Stunden ruhig in Wasser und waren dann 11 Stunden über Nacht im Apparat bei einer Temperatur von 25°. Nach dieser setzten die Messungen ein. Die Versuche wurden also ungefähr in dem gleichen Alter vorgenommen, wie das der Samen der Versuche 16 und 17. Sie unterscheiden sich aber von ihnen dadurch, daß die Samen sich in Luft befanden, während ich absichtlich, um deutlichere Werte herauszubekommen, die Samen in Wasser ließ. Für uns in Betracht kommen nur drei Versuche. In allen übrigen wurde die Temperatur erhöht.

Versuch XXIII p. 190: Die Temperatur wird beim ↓ von 25 auf 0° C gebracht.

9 Uhr nachm. bis 8 Uhr vorm.		8—9	↓	9—10	10—11 Uhr
—		9		—	1,2 ccm CO_2
11—12	12—1	1—2		2—3	3—4 Uhr
1,0	1,0	0,8		0,8	0,8 ccm CO_2

Versuch XXIV: Die Temperatur wird beim ↓ von 25 auf 10° C erniedrigt und beim ↑ auf 20° C erhöht, um dann nochmals auf 10° C erniedrigt zu werden.

9 Uhr nachm. bis 8 Uhr vorm.			8—9	↓	9—10	10—11	11—12 Uhr
—			9,4		—	3,0	2,6 ccm CO_2
12—1	1—2	↑ 2—3	3—4	4—5	↓ 5—6	6—7	7—8 Uhr
2,2	2,2	↑ —	6,2	6,6	↓ —	3,3	2,8 ccm CO_2

Versuch XXV: Die Temperatur wird beim ↓ von 25 auf 20° C erniedrigt.

9 Uhr nachm. bis 8 Uhr vorm.		8—9	↓	9—10	10—11	11—12 Uhr
—		9,2		—	6,0	6,1 ccm CO_2
12—1	1—2	2—3	3—4 Uhr			
6,4	6,4	6,5	6,5 ccm CO_2			

Während die beiden ersten Versuche ein sehr deutliches Fallen zeigen, ist im Gegenteil bei dem letzten ein Steigen zu sehen. Leider wurde der Wert in der ersten Stunde, den wir in unserem ersten Versuch zu niedrig fanden, nicht untersucht. Er dürfte aus Gründen, die später (S. 499) erörtert werden, ein gewisses Interesse haben. Bei dem letzten Versuch sind die Unterschiede in der Temperatur aber so geringe, daß wir ein größeres Fallen auch kaum erwarten dürfen. Im Gegensatz zu seinen anderen Versuchen hat Fernandes bei diesen Versuchen leider keine Untersuchungen über die Sauerstoffaufnahme gemacht. Diese wäre deshalb sehr interessant gewesen, weil ja so etwaige Absorptionserscheinungen sich hätten ausprägen müssen. Solche Versuche sind, wie gesagt, im Gange und es wird später über sie berichtet werden.

4. Einfluß einer Änderung der Strömungsgeschwindigkeit.

Ich versprach mir die beste Aufklärung durch Versuche, in denen die Strömungsgeschwindigkeit während der Beobachtungszeit eine Änderung erfuhr. Es war das nächstliegendste, zunächst diese in der Weise anzustellen, daß Samen eine längere Zeit hindurch bei konstanter Strömungsgeschwindigkeit von ihrer Kohlensäure befreit und dann bestimmte, aber in verschiedenen Versuchen eine verschiedene Zeit Ruhe gegeben wurden. Wie war die Kohlensäureabgabe und vor allem die Kohlensäuremenge am Schlusse dieser Ruheperiode? Darüber sollen zunächst die nächsten Versuche berichten.

Versuch 18: Die Samen liegen vor Beginn des Versuchs 14 Stunden zum Quellen im Wasser. Temperatur 16,5° C. Am Abend werden die Samen in ihrem Wasser in den Apparat eingestellt und die ganze Nacht ein konstanter, kohlensäurefreier Luftstrom durch das Wasser geschickt. Temperatur des Apparats 19,5° C. Strömungsgeschwindigkeit 1,5 l pro Stunde. Nach einer in der Tabelle angegebenen Ruhezeit, in der kein kohlensäurefreier Luftstrom durchgeschickt wurde, wurde die Kohlensäuremenge 3 Stunden lang bei der auch in der Nacht zur Anwendung kommenden Strömungsgeschwindigkeit bestimmt. Das Versuchsgefäß war in der Ruhezeit vollständig abgeschlossen, so daß die gesamte Kohlensäuremenge, die in der Ruhezeit von den Samen abgegeben war, gemessen wurde. Die Zahlen sind Durchschnittswerte aus je zwei Versuchen.

Nachtwert, durchschnittl. Wert pro Stunde	Ruhezeit	CO_2-Menge nach der Ruhe in mg		
		1. Stunde	2. Stunde	3. Stunde
1,93 mg CO_2	1 Stunde	4,98	3,04	2,86
2,42 „ „	2 Stunden	7,16	5,16	4,28
2,73 „ „	4 „	9,56	6,04	5,52
2,71 „ „	6 „	10,88	5,56	5,20
2,26 „ „	8 „	10,22	4,90	4.20
2,10 „ „	16 „	9,64	4,20	2,45

Diese Zahlen lassen sich, weil die einzelnen Versuche zum Teil recht große Verschiedenheiten in dem Durchschnitt der während der Nacht abgegebenen Kohlensäuremenge erkennen lassen, also eine ganz verschiedene Atmungsintensität besitzen, nur schwer untereinander vergleichen. Wir wollen deshalb die entsprechenden Vergleichszahlen bilden und feststellen, um wieviel der erste Wert nach der Ruhepause größer ist als der während der Nacht festgestellte Durchschnittswert. Wir nennen diesen Wert 1. St./N. W. (Wert in der ersten Stunde durch Nachtwert). In der gleichen Weise vergleichen wir diesen ersten Wert dann auch mit dem in der dritten Stunde nach der Ruhe (1. St./3. St.) und schließlich bilden wir noch das Verhältnis des in der dritten Stunde nach der Ruhe gefundenen Wertes zu dem Werte, wie er durchschnittlich in der Nacht festgestellt wurde.

Verhältniszahlen des Versuchs 18.

Ruhezeit	1. Std./N.W.	1. Std./3. Std.	3. Std./N.W.
1 Stunde	2,63	1,76	1,48
2 Stunden	2,97	1,66	1,77
4 „	3,52	1,73	2,05
6 „	3,75	2,09	1,93
8 „	4,40	2,41	1,86
16 „	4,59	3,93	1,17

Es steigen die Werte, welche uns angeben, um wieviel der erste Wert nach der Ruhepause größer ist, als der vor diesem liegende durchschnittliche Wert der vergangenen 12 Stunden deutlich an. Das gleiche zeigt auch die zweite Rubrik, in welcher dieser erste Wert mit dem in der dritten Stunde nach der Ruhe verglichen wird. Es ist allerdings der Wert 1,76 in der ersten Reihe zu hoch; worauf dies beruht, ist schwer zu sagen. Es steigen also die Werte für die Kohlensäuremenge mit der längeren Dauer der Ruhezeit an.

Fragen wir uns nun, wie hoch die Kohlensäureabgabe gewesen wäre, wenn die Pflanzen entsprechende Zeit in der Stärke, wie sie in dem Nachtwert gefunden war, weiter geatmet hätten und vergleichen wir diese mit den erhöhten Werten, die wir in den drei beobachteten Stunden fanden.

Ruhezeit	Errechnete Werte	Wirklich gefundene Werte
1 Stunde	7,72	10,88
2 Stunden	12,10	16,64
4 „	19,11	21,12
6 „	24,39	21,64
8 „	24,86	19.32
16 „	39,90	16,29

Wir legen den berechneten Werten einen Wert zugrunde, der zu klein ist; denn beim Beginn der Ruhezeit hat die Atmung bereits einen höheren Wert als der durchschnittliche Wert der Nacht ist.

Außerdem ist der wirklich gefundene Wert auch etwas zu klein gewählt, weil wir ja nur 3 Stunden beobachtet haben, während, wie wir oben feststellten, das Fallen der Werte 5 Stunden anhält. Die nach dem Durchschnittswert berechnete Zahl bleibt bis zu einer Ruhepause von 4 Stunden kleiner als die Summe der in den drei Beobachtungszeiten gefundenen Werte. Von hier an wird es umgekehrt. Daß sich die Verhältnisse hier umdrehen, liegt sicher daran, daß die Atmung bei der Anreicherung an Kohlensäure gehemmt wird. Diese Hemmung macht sich um so mehr geltend, je länger die Ruhepause dauert. Sie zeigt sich auch in den Zahlen der dritten Rubrik der obigen Tabelle, in der der Wert der dritten Stunde mit dem Nachtwert verglichen ist. In den drei ersten Werten steigt dieses Verhältnis noch an, um dann aber deutlich seine Schwächung durch das lange Verweilen in dem kohlensäurehaltigen Wasser durch ein immer stärker werdendes Sinken zu verraten.

Wenn diese Werte in allen Versuchen einen Wert höher als 1 zeigen, so kann dies einmal besagen, daß die der Berechnung zugrunde gelegten Werte zu niedrig waren. Wenn aber andererseits die Werte mit der längeren Dauer der Ruhezeit anwachsen und nach Erreichung eines Maximums kontinuierlich fallen, so kann hier auch ebenso gut ein ganz bestimmter Einfluß der durch den Versuch gegebenen Bedingungen, der Ruhezeit und der darauffolgenden Kohlensäurewegnahme, vorliegen.

Der den berechneten Zahlen zugrunde gelegte Wert ist, wie gesagt, zu klein. Er wird beispielsweise bei einer Ruhezeit von einer Stunde nahe an 2,5 gewesen sein. Wenn wir aber diesen Wert zugrunde legen, so müssen wir sagen, daß die Samen in der Ruhezeit ungehindert weiter geatmet haben, so daß sie nun ihre Kohlensäure langsam abgeben. Auch der Versuch, in dem die Samen eine zweistündige Ruhepause hatten, läßt sich ganz gut so erklären. Bei den weiteren macht sich dann die Hemmung der Atmung durch die Anreicherung an Kohlensäure geltend.

Wir machen nun den gleichen Versuch, nur schütten wir vor der Ruhepause das Quellungswasser fort, so daß die Samen während des Versuchs in Luft liegen. In einigen Versuchen wurde hier am Morgen vor Abbrechung der Luftbewegung, also vor der Ruhepause, noch die Kohlensäuremenge der im Samen befindlichen Pflanzen eine Stunde lang bestimmt.

Versuch 19: Alles wie im vorhergehenden Versuch. Nur wird vor der Ruhezeit das Quellungswasser weggeschüttet, so daß die Samen in Luft liegen.

Durchschn. stündlicher Nachtwert 8 Uhr nachm. bis 8 Uhr vorm.	8—9 Uhr	Ruhezeit	CO_2-Menge nach der Ruhe in mg		
			1. Stunde	2. Stunde	3. Stunde
1,74 mg CO_2	2,16	1 Stunde	3,84	1,24	1,40
2,15 „ „	3,44	2 Stunden	7,96	3,00	2,84
1,81 „ „	—	4 „	11,20	2,88	2,44
2,77 „ „	3,12	8 „	19,36	2,82	2,64
2,72 „ „	—	16 „	33,96	4,76	2,92

Um die Zahlen wieder besser miteinander vergleichen zu können, bilden wir wie oben die entsprechenden Verhältniszahlen. Wir haben aber hier noch zwei weitere Rubriken einzufügen, da in einigen Versuchen außer dem Nachtwert noch der Wert kurz vor der Ruhe bestimmt wurde. Ich nenne das Verhältnis des ersten Wertes nach der Ruhezeit zu dem der Stunde unmittelbar vor dieser festgestellten 1. St./I. St. und entsprechend 3. St./I. St.

Verhältniszahlen des Versuchs 19.

Ruhezeit	1. St./N.W.	1. St./I. St.	1. St./3. St.	3. St./N.W.	3. St./I. St.
1 Stunde	2,21	1,78	2,74	0,76	0,65
2 Stunden	3,70	2,31	2,80	1,32	0,82
4 „	6,18	—	4,75	1,35	—
8 „	7,00	6,20	7,31	0,95	0,85
10 „	12,50	—	11,63	1,04	—

Wir wollen auch hier, wie in dem vorigen Versuche, uns fragen, wie groß die Werte geworden wären, wenn die Pflanzen entsprechende Zeit einmal in der Größe des durchschnittlichen Nachtwertes und dann in der des kurz vor der Ruhezeit festgestellten Wertes weiter geatmet hätten und dann diese Zahlen dem Gesamtwert der in den drei Beobachtungsstunden gefundenen Kohlensäuregröße gegenüberstellen.

Ruhezeit	1. errechneter Wert	2. errechneter Wert	Wirklich gefundener Wert
1 Stunde	6,96	8,64	6,48
2 Stunden	10,75	17,20	13,80
4 „	11,27	—	16,52
8 „	30,47	34,32	24,82
10 „	51,68	—	41,64

Wir erkennen, daß die Kohlensäureabgabe der Samen in Luft bei einer längeren Ruhezeit eine weit größere ist als bei den Samen, die in Wasser liegen. Während dort bei 16stündigem Verweilen in ruhigem Wasser beispielsweise nur das 4,59fache des Nachtwertes in

der ersten Stunde gefunden wurde, ist der entsprechende Wert hier das 12,50fache. Die Hemmung macht sich hier nicht in dem Maße bemerkbar, wie dies bei den Samen, die in Wasser blieben, der Fall war.

Andererseits aber sehen wir, daß die Kohlensäuremenge, die von den Samen in Luft abgegeben wird, eine geringere ist als die, welche bei Samen, die in Wasser verbleiben, festgestellt wird. Dies zeigen sehr deutlich die beiden letzten Rubriken der Tabelle, die uns die Verhältniszahlen geben. In diesen sind die in der 3. Stunde nach der Ruhezeit gefundenen Werte, wo die Kohlensäureabgabe nicht mehr weit vom Gleichgewicht entfernt war, mit den vor der Ruhezeit gefundenen Werten verglichen. Diese Zahlen liegen hier, wie besonders die letzte Rubrik zeigt, unter den Zahlen, die wir bei den Samen, die in Wasser lagen, fanden. Ebenso liegt wohl aus dem gleichen Grunde die Summe der drei gefundenen Werte für die zweite Ruhezeit (2 Stunden) in ihrer Größe zwischen den beiden errechneten. Bei dem Versuch mit nur einstündiger Ruhezeit lag eine Unregelmäßigkeit vor. Leider wurde es unterlassen, den Wert vor der Ruhezeit bei 4 und 16 Stundendauer zu bestimmen. Bei 8 Stunden Ruhezeit ist es aber schon anders als zu anfangs, hier ist wohl infolge einer Hemmung der Wert unter die beiden errechneten herabgesunken.

Die Werte des ersten Versuches zeigen ganz offenbar noch eine Hemmungserscheinung. Die in der zweiten Stunde gefundenen Werte liegen unter dem während der dritten Stunde gefundenen Werte. Diese Hemmung ist auf etwas anderes zurückzuführen. Es übt nämlich das Wegschütten des Wassers auf die Kohlensäureabgabe einen ganz bestimmten Einfluß aus, wie dies der folgende Versuch erkennen läßt.

Versuch 20: Die Vorbehandlung ist genau die gleiche wie in den Versuchen 18 und 19, bei dem ↓ wurde das Wasser von den Samen weggeschüttet.

8 Uhr nachm. bis 8 Uhr vorm.	8—11	11—12	12—1	1—2 Uhr
2,29 pro Stunde	2,74 p. Std.	2,84 ↓	3,68	2,04 mg CO_2

2—3	3—4	4—5	5—6	6—7 Uhr
1,34	2,52	2,44	2,20	2,12 mg CO_2

Nach diesem Versuch verstehen wir die oben bei einer Ruhezeit von einer Stunde festgestellte Senkung des Wertes. Man findet solche Einsenkung auch, wenn nach einer Ruhezeit das Wasser beseitigt wird.

Versuch 21: Die Behandlung die gleiche. Das Wasser wird bei dem ↓ nach einer 2stündigen Ruhepause weggeschüttet.

8 Uhr nachm. bis 8 Uhr vorm.	8—9	9—11	11—12	12—1	1—2 Uhr
2,61 pro Stunde	3,00	Ruhe ↓	6,04	3,04	3,32 mg CO_2

In den bisher besprochenen Versuchen wurde in der Ruhezeit das Gefäß geschlossen gehalten. Man hat also in diesen Versuchen die gesamte, im Gefäß befindliche Kohlensäure gemessen. Nun interessiert uns aber besonders die Menge Kohlensäure, die von den Samen zurückgehalten wird. Schon der Versuch 21 kann uns zeigen, daß, wenn die Samen im Wasser liegen, dieser Wert immerhin noch ein sehr beträchtlicher ist. Wegen der auf die Wasserwegnahme folgenden Reaktion sind diese zu solchen Versuchen, in denen das Wasser nach dem Versuch weggeschüttet wurde, nicht sehr geeignet. Ich habe deshalb entsprechende Versuche gemacht, wo das Wasser vor der Ruhezeit weggeschüttet wurde.

Versuch 22: Nach einem 4stündigen Verweilen der Samen in ruhiger Luft wird 1 Minute lang ein kräftiger Luftstrom (10 l pro Stunde) durchgeschickt. Die Behandlung der Samen ist sonst wieder ganz die gleiche wie in den vorigen Versuchen.

9 Uhr nachm. bis 8 Uhr vorm.	8—9	9—1	1—1¹	1¹—2¹	2¹—3¹	3¹—4¹ Uhr
2,32 pro Stunde	2,64	Ruhe	kräftige Entleerung d. Versuchsgefäßes	12,48	5,32	2,92 mg CO_2

Der Wert nach der Ruhe ist jetzt das 5,38fache des Nachtwertes. Dieser ist im Vergleich zu dem entsprechenden Versuch oben (S. 494), wo wir 6,18 fanden, nicht einmal wesentlich tiefer geworden. Dies könnte daran liegen, daß doch noch nicht alle Kohlensäure weggenommen gewesen wäre. Um diesem Einwand zu begegnen, wurden im folgenden Versuch schnell die Samen am Schluß der Ruhezeit aus dem Gefäß, in dem sie während dieser lagen, in ein bereitgestelltes entsprechendes Gefäß getan. Dabei wurde natürlich, soweit dies möglich war, darauf geachtet, daß nicht die Kohlensäure mit hinübergeschüttet wurde.

Versuch 23: Gefäß nach der Ruhezeit mit einem anderen ausgewechselt. Ruhezeit 8 Stunden. Die Behandlung der Samen sonst wie in den vorigen Versuchen.

8 Uhr nachm. bis 8 Uhr vorm.	8—9	9—5	5¹—6¹	6¹—7¹	7¹—8¹ Uhr
1,91 pro Stunde	2,96	Ruhe	10,36	4,0	2,20 mg CO_2

Hier ist das Verhältnis 1. St./N.W. = 4,5 statt 7,0 oben, und 1. St./1. St. = 3,5 statt 6,20. Nunmehr sind also, wie wir sehen, bedeutendere Unterschiede vorhanden. Es ist auch hier wieder zu sehen, daß die Kohlensäuremenge eine geringere ist. Der in der 3. Stunde gefundene Wert liegt unter dem vor der Blütezeit gefundenen. Diese Unterschiede werden noch etwas größer, wenn man die Samen herausnimmt und eine gewisse Zeit auf einem feuchten Fließpapier ausbreitet.

Versuch 24: Samen werden nach der 4stündigen Ruhezeit 5 Minuten lang auf Papier ausgebreitet und dann in das von Kohlensäure vollständig befreite Gefäß zurückgebracht. Die Behandlung der Samen wie bei den vorigen Versuchen.

9 Uhr nachm. bis 9 Uhr vorm.	9—10	10—2	2—2^5	2^5—3^5	3^5—4^5	4^5—5^5 Uhr
1,61 pro Stunde	2,28	Ruhe Samen außerhalb des Versuchsgefäßes an Luft liegend		4,32	2,56	2,40 mg CO_2

Nunmehr ist das Verhältnis 1. St./N.W. gleich 2,68 und das 1. St./I. St. nur gleich 1,89. Oben fanden wir für die erste Verhältniszahl den Wert 6,18. Ein großer Teil der in den obigen Versuchen festgestellten Kohlensäure wird also bei bewegter Luft gleich zu Anfang an diese abgegeben. Einen weiteren gleichen Versuch mit 16stündiger Ruhezeit gibt der folgende.

Versuch 25: Wie Versuch 24, nur 16 Stunden Ruhezeit.

8 Uhr vorm. bis 8 Uhr nachm.	8 Uhr nachm. bis 1 Uhr nachm. a. T.	1—1^5 Uhr
2,11 mg CO_2 pro Stunde	Ruhe	Samen außerhalb des Versuchsgefäßes in Luft liegend

1^5—2^5	2^5—3^5	3^5—4^5 Uhr
11,0	4.56	2,48 mg CO_2

Hier ist das Verhältnis 1. St./N.W. gleich 5,21 statt 12,50, wie wir es oben fanden. Der Wert ist also auch hier in den ersten 5 Minuten so wie in Versuch 24 auf die Hälfte herabgesunken. Würde man eine noch längere Zeit gewartet haben, so geht das Sinken nunmehr viel langsamer vor sich. Vielleicht bestimmt jetzt die in der Tiefe und deshalb nicht unmittelbar den äußeren Einflüssen ausgesetzte Kohlensäure die Größe des Wertes.

Zum Schluß sollen noch einige Versuche wiedergegeben werden, in denen die Samen ständig unter dem Einfluß eines bewegten Luftstromes standen, wo aber dieser während des Versuches eine Abänderung erfuhr. Es wurde aus den vorigen Versuchen immer deutlicher, daß die Samen wenigstens einen gewissen Teil ihrer beim Atmungsprozeß gebildeten Kohlensäure nur schwer abgeben. Es muß nun diese Abgabe eine verschieden starke sein, wenn die Windgeschwindigkeit eine verschiedene und der Vorgang vorwiegend physikalischer Natur ist. Daß dies in gewisser Weise zutrifft, will ich durch die folgenden Versuche belegen.

Versuch 26: Die Samen liegen 14 Stunden ruhig in Wasser (Temperatur 16,5° C). Am Abend wird durch das Wasser ein konstanter, kohlensäurefreier Strom mit einer Strömungsgeschwindigkeit von 1 l in der Stunde geschickt. Temperatur des Apparates 19,5° C. Die Strömungsgeschwindigkeit wird beim ↑ auf das 10fache, also auf 10 l pro Stunde gesteigert, und beim ↓ wieder auf 1 l pro Stunde herabgesetzt.

8 Uhr nachm. bis 8 Uhr vorm.			8—9	9—10	10—11	11—12	12—1 Uhr
1,63 pro Stunde			3,04	3,12	10,20	4,88	4.36 mg CO_2
1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9 Uhr
3,84	0,36	1,76	1,52	6,0	4,04	0,44	1,84 mg CO_2

Während dieses Versuches wurde die Strömungsgeschwindigkeit zweimal herauf- und zweimal herabgesetzt. Die Wirkung auf die Kohlensäureabgabe ist immer die gleiche. Beim Heraufsetzen der Strömungsgeschwindigkeit steigt der Wert, und beim Herabsetzen sinkt er und, was besonders auffallend ist, in beiden Fällen besonders stark in der ersten Stunde. Mit dem Steigen in der ersten Stunde nach der Erhöhung der Windgeschwindigkeit ist es aber nicht getan. Wir sehen, daß die Werte auch in den weiteren Stunden über denen liegen, die bei der geringen Strömungsgeschwindigkeit gefunden wurden. Das charakteristische Fallen ist aber hier deutlich wiederzuerkennen, so daß wir hier in dem Ergebnis ganz das gleiche haben. Die Samen verhalten sich so, als wären sie vorher in Ruhe gewesen. Dies Verhalten ist nur so zu erklären, daß die Kohlensäure mit einer gewissen Energie festgehalten, daß sie von den Samen absorbiert wird. Wenn man die Strömungsgeschwindigkeit vergrößert, so wird damit die Kraft vergrößert, die die von den Samen gehaltene Kohlensäure zu nehmen sucht. Nachher tritt dann ein gewisses Gleichgewicht ein. Man könnte auch auf den Gedanken kommen, daß die Vergrößerung der Strömungsgeschwindigkeit auf die Atmungsenergie in der obigen charakteristischen Weise einwirke, daß zunächst diese stark anschwillt, um dann wieder zu fallen. Dieser Annahme steht aber doch wohl die oben festgestellte Tatsache entgegen, daß die Größe der nach einer Ruhepause abgegebenen Kohlensäure mit der Länge dieser wenigstens innerhalb bestimmter Grenzen ungefähr parallel geht.

Daß hier Absorptionserscheinungen mit im Spiele sind, zeigt auch der Wert nach einer Herabsetzung der Strömungsgeschwindigkeit. Hier stellen wir umgekehrt fest, daß nunmehr die Samen keine oder doch nur sehr geringe Mengen Kohlensäure abgeben. Nimmt die äußere Kraft, die die Kohlensäure entzieht, ab, so können nun die Samen sich bis zu einem gewissen Grade wieder sättigen, sie absorbieren diese, und deshalb stellt man im Versuch keine oder nur sehr wenig Kohlensäure fest. Danach stellt sich auch hier ein Gleichgewicht ein. Bei diesen Vorgängen wird aber die Atmungsintensität sehr in Mitleidenschaft gezogen. Das zeigen deutlich die drei Werte nach der Herabsetzung. Diese liegen tief unter denen, die vor der Erhöhung gefunden waren, trotzdem hier die gleiche Strömungsgeschwindigkeit bestand.

Wird nun die Strömungsgeschwindigkeit zum zweiten Male wieder erhöht, so steigt der Wert wieder im Verhältnis zum vorhergehenden stark an, hat aber nun wegen der eben erwähnten Hemmung nicht mehr die Höhe des Wertes bei der ersten Erhöhung. Die zweite Herabsetzung zeigt das gleiche Bild wie die erste.

Die nach einer Temperaturverringerung oben festgestellte, zunächst eingetretene Senkung des Kohlensäurewertes ist vielleicht in derselben Weise zu verstehen. Nur sind hier dann die treibenden Kräfte der Kohlensäurewegnahme zum Teil andere.

Wir erkennen aus dem obigen Versuch deutlich, daß viele Faktoren bei der Kohlensäureabgabe mit hineinspielen, und daß ein sehr verwickeltes Problem hier vorliegt, das im Einzelfalle stets schwer zu fassen sein wird.

Um zu zeigen, wie auch die ganze Anordnung des Versuches hiermit hineinspielt, wurde noch der folgende Versuch gemacht:

Versuch 27: Die Samen liegen wie im vorigen Versuch ständig in Wasser. Das Versuchsgefäß ist aber nicht das gewöhnliche, sondern die Samen liegen in einer längeren Röhre übereinander, so daß verhältnismäßig wenig Wasser vorhanden ist, und die durchstreifende Luft an allen Samen vorbei muß. Die Strömungsgeschwindigkeiten sind 0,6 und 6 l in der Stunde, also geringer wie im vorigen Versuch. Die Pfeile sind in der gleichen Weise zu verstehen. Die Versuchsbedingung ist sonst die gleiche wie im vorigen Versuch.

8 Uhr nachm. bis 8 Uhr vorm.			8—9	9—10		10—11	11—12	12—1 Uhr
1,58 pro Stunde			4,12	4,56	↑	6,0	5,28	4,28 mg CO_2
1—2	2—3	3—4	4—5	5—6		6—7	7—8	8—9 Uhr
3,64 ↓	1,61	3,20	3,00 ↑	5,64		2,48 ↓	0,80	1,80 mg CO_2

Der Versuch zeigt im Prinzip wieder das gleiche wie der vorhergehende, nur sind die Ausschläge nicht so große. Auffallend ist der so hohe Wert, der in den ersten Morgenstunden gefunden wurde. Schon beim vorigen Versuch lag dieser Wert verhältnismäßig hoch, so daß die Annahme wohl berechtigt ist, daß hier eine Gesetzmäßigkeit vorliegt, die mit der Strömungsgeschwindigkeit zusammenhängt. Es scheint der Wert der Atmung durch einen ständig wirkenden schwachen Luftstrom in seiner Größe bei längerer Dauer stark gefördert zu werden und anscheinend um so stärker, je geringer die Strömungsgeschwindigkeit ist. Wie weit diese Förderung geht, muß zunächst weiter untersucht werden, ebenso ob ihr nicht zu Anfang eine entsprechende Hemmung gegenübersteht.

Dieser Versuch ist bereits vielmehr durch seine Anordnung dem Versuch angepaßt, in welchem die Samen ganz in Luft liegen. Er

bildet die Vermittelung zwischen dem vorigen und dem folgenden Versuch.

Versuch 28: Samen liegen im gewöhnlichen Versuchsgefäß über Nacht in Wasser. Am Morgen wird dieses weggeschüttet, so daß sie nunmehr in Luft liegen. Die Strömungsgeschwindigkeit ist 1 l resp. 10 l pro Stunde. Die Versuchsbedingungen sind sonst ganz die gleichen wie in Versuch 26.

8 Uhr nachm bis 8 Uhr vorm.	8—9	9—10	10—11	11—12 Uhr
1,39 pro Stunde	3,68	2,76 ↑	4,62	2,52 mg CO_2

12—1 ↓	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6 Uhr
2,04	1,32	2,08	1,52 ↑	2,64	1,62 mg CO_2

Die Fortnahme des Wassers hat wieder das gleiche zur Folge, was wir oben (Versuch 20 u. 21) feststellten. Hier sind die Erhöhungen resp. Verringerungen nach entsprechender Veränderung der Strömungsgeschwindigkeit wohl noch sehr deutlich, aber nicht so scharf wie in den beiden vorigen Versuchen ausgeprägt. Das Absorptionsvermögen ist also in Luft ein geringeres als in Wasser. Das allgemeine Abfallen der Werte je länger der Versuch dauert, tritt auch hier wieder hervor.

Kurzer Überblick über die Ergebnisse.

Unsere Untersuchungen gingen von dem folgenden Versuch aus. Wenn man Erbsensamen der reinen Linie Solo eine Zeitlang im Wasser quellen läßt und nach einer bestimmten Quellzeit durch das Wasser einen kohlensäurefreien Strom leitet und nun an diesen abgegebene Kohlensäure stündlich bestimmt, so zeigen die Werte 5 Stunden lang ein kontinuierliches Fallen, im Anfang ist dieses groß und wird dann geringer und geringer. Von der 6. Stunde an steigt die abgegebene Kohlensäuremenge ganz langsam wieder an. Für dieses Fallen kann nicht die im Wasser während der Quellung gebildete Kohlensäure verantwortlich gemacht werden. Diese während der Quellung vom Wasser aufgenommene Kohlensäure vermag wohl den Wert der ersten Stunde zu vergrößern, aber nicht das charakteristische Fallen in den weiteren Stunden zu erklären. Die während dieses Fallens abgegebene Kohlensäuremenge kommt aus dem Samen.

Nachdem dies einmal festgestellt war, handelte es sich darum, zu erkennen, ob das Fallen der Kohlensäurewerte auf eine Verringerung der Atmung beruht, oder ob es rein physikalisch erklärt werden muß, etwa derart, daß die Kohlensäuremenge von den Samen nur schwer abgegeben wird, weil die Diffusionsgeschwindigkeit in den Samen gering, oder weil Absorptionserscheinungen im Spiele sind, so daß es längerer Zeit bedarf, bis das Gleichgewicht zwischen produzierter und abgegebener Kohlensäure hergestellt ist.

Es wurde zunächst gezeigt, daß die Kohlensäureabgabe in Luft zeitlich nicht anders verläuft, als wenn die Samen in Wasser liegen. Man sollte, wenn man in dem Vorgang einen rein physikalischen Prozeß erblickt, eigentlich erwarten, daß die Entleerung in Luft schneller vor sich gehe. Wohl wurde der Wert der Kohlensäuremenge bei den Samen, die in Luft sich befinden, geringer, als bei den Samen, die im Wasser liegen gefunden, aber eine wesentliche Veränderung des Minimums, das wir bei einer schnelleren Kohlensäureabgabe erwarten sollten, konnte nicht festgestellt werden. Das zeigt, daß bei dem ganzen Prozeß noch andere Faktoren mit wirksam sein müssen.

In feuchter Luft ist die Atmung eine stärkere als in trockener Luft. Das Bild der Kohlensäureabgabe ist sonst in beiden Fällen das gleiche.

Weiter wurde gefunden, daß geschälte Samen sich in der Kohlensäureabgabe ganz anders verhalten als ungeschälte. Bei ersteren sank die Kohlensäuremenge nur bis zur 3. bis 4. Stunde herab, während bei ungeschälten das Minimum niemals so früh erreicht wurde. Wir müssen also annehmen, daß die Samenschale der Abgabe ein Hindernis entgegenstellt. Es konnte aber weiter gezeigt werden, daß durch das Schälen die Größe der abgegebenen Kohlensäuremenge während des Fallens eine geringere ist als bei den ungeschälten, daß dagegen umgekehrt später die ungeschälten eine höhere Kohlensäuremenge zeigen. Dies kann wiederum kaum allein damit zusammenhängen, daß die geschälten ihre Kohlensäure schneller abgeben. Sicherlich wird bei diesem veränderten Verhalten auch die bessere Versorgung mit Sauerstoff mitsprechen, was noch eingehend zu untersuchen ist.

Wird die Temperatur plötzlich erniedrigt, so passen sich die Samen nicht unmittelbar dem neuen Zustand an, sondern dies kann auch längere Zeit, unter Umständen 3—4 Stunden dauern. Dies Anpassen besteht hier anscheinend nicht immer in einem langsamen Abfallen, sondern zunächst tritt ein niederer Wert auf, auf den ein höherer folgt, und nach diesem fallen die Werte ab. Kürzer gequollene Samen verhalten sich anders wie länger gequollene. Überhaupt konnte eine so große Regelmäßigkeit in dem Abfall der Kohlensäuremenge, wie sie in den übrigen Versuchen gefunden wurde, hier nicht festgestellt werden.

Besonders belehrend waren die Versuche, in denen eine Veränderung der Strömungsgeschwindigkeit vorgenommen wurde. Diese ließen deutlich erkennen, daß die bei dem Atmungsprozeß gebildete Kohlensäure von den Samen festgehalten und bis zu einem gewissen Grade absorbiert werden kann. Diese rein physikalisch zu erklären-

den Erscheinungen erschweren natürlich ungemein die genaue Beurteilung der Intensität der Atmung.

Unsere Versuche zeigten uns auf Schritt und Tritt, daß dieser so einfach erscheinende Prozeß der Kohlensäureabgabe bei keimenden Erbsen bei einer genauen Analyse als sehr kompliziert sich herausstellt, und daß alle möglichen Faktoren, die die Atmung beeinflussen, hier mithinein spielen können. Es ist gar nicht so leicht, aus der abgegebenen Kohlensäuremenge immer den richtigen Schluß auf die jeweils stattfindende Atmungsgröße zu ziehen, und sehr oft ist größte Vorsicht geboten.

Sehr wichtig für solche Untersuchungen ist die jeweilige Bestimmung des aufgenommenen Sauerstoffes. Gerade die Bestimmung der Verschiedenheit der Menge des aufgenommenen Sauerstoffes und der abgegebenen Kohlensäure kann über manches Unklare hier noch Aufklärung geben.

Über die Blüteperioden der Bambuseen.

Von **Karl Suessenguth.**

Mit vier Kurven im Text.

Es ist eine seit langem bekannte Tatsache, daß bestimmte Arten der Bambuseen nur in ganz vereinzelten Jahren blühen. Tritt dies aber einmal ein, so blühen oft ungezählte Exemplare in der gleichen Gegend oder im gleichen Lande auf einmal. Nach der Fruchtreife sterben dann die Halme, in manchen Fällen wohl auch die Rhizome ab. [Vgl. z. B. Brandis[5]), S. 671.]

Außerdem weiß man — wenigstens für eine kleine Anzahl von Arten —, daß die Jahre der Massenblüte nicht beliebig fallen, sondern in artspezifischen, allerdings nicht immer ganz streng eingehaltenen Zeitabständen periodisch wiederkehren. Schimper[27]) nannte es eine rätselhafte Erscheinung, daß viele Bambuseen nur in mehrjährigen Zwischenräumen blühen, dann aber innerhalb eines großen Bezirkes gleichzeitig, und auch heute ist es keine erledigte Frage, welche Faktoren das Auftreten dieser wegen ihres riesigen Ausmaßes oft sehr auffallenden Erscheinung bedingen, ob hierbei innere oder äußere Ursachen oder beide zugleich von Bedeutung sind.

Über die Blühreife der Bambuseen hat zuerst H. van Rheede van Draakenstein im Hortus Malabaricus, Bd. I, Amsterdam 1678, berichtet. Er sagt auf Seite 25 von „Ily", einer Pflanze, die Munro[24]) und andere auf Grund der Abbildungen Rheedes mit Bambusa arundinacea identifizierten: „sexagesimo anno a satione, ut ferunt, haec arbor flores fert . . . . et postquam defloruit, emoritur". Diese Angabe, die sich offenbar auf Aussagen Eingeborener stützt, entbehrt natürlich der Beweiskraft, doch ist es eigentümlich, daß schon in dieser ersten Meldung eine Zahl ($60=2\times30$) auftritt, die wir später noch sehr oft wiederholt finden.

Die wichtigste Arbeit über unseren Gegenstand stammt von D. Brandis, einem, wie seine umfangreichen Werke beweisen, ausgezeichneten Kenner der indischen Flora. Sie erschien 1899 in der Zeitschrift „Indian Forester", Bd. 4. A. F. W. Schimper[27]) [S. 274]

urteilt, daß man den Angaben von Brandis unbedingt Vertrauen schenken darf.

Auf diese und eine Anzahl kleinerer, gleichfalls im Indian Forester erschienener Arbeiten stützt sich W. Seifriz[30]), der hauptsächlich über die Gründe des Blüteeinsatzes Erwägungen anstellte, aber zu keinem positiven Ergebnis gelangte. Weitere Mitteilungen über den Verlauf des Phänomens in Japan, Südamerika und Europa werden später genannt werden. Sie sind fast alle in Zeitschriften erschienen, die nur schwer zugänglich sind. Die Aufgabe der nachfolgenden Zeilen mag daher in erster Linie darin erblickt werden, die Kenntnis weiterer, zerstreuter Beobachtungen zu vermitteln und die Mitteilungen von Seifriz dadurch in zahlreichen Punkten zu ergänzen. Zum Schluß soll an Hand einer indirekten Methode geprüft werden, ob die periodische Massenblüte in gewissen Fällen mit irgendeinem Außenfaktor in Beziehung gebracht werden kann.

Der erste, der sich die Frage vorlegte, warum gewisse Bambuseen gerade in einem bestimmten Jahr und dann vielfach alle auf einmal blühen, war wohl S. Kurz 1876. Kurz konstatierte, daß das Jahr 1874, in dem viele Bambuseen, insbesondere sehr viele Exemplare von Dendrocalamus strictus im Botanischen Garten zu Kalkutta blühten, in Niederbengalen sehr trocken war. Ebenso war es 1868/69 in Burma sehr trocken. Die in dieser Zeit dort einsetzende Bambuseenblüte betrachtet Kurz als eine Folgeerscheinung von Hitze und Trockenheit. Eine ähnliche Anschauung vertrat später Brandis 1899 für die indischen Gebiete. Er erblickte die Ursache in einer vorangegangenen Trockenperiode. Nach Brandis soll weiterhin die eigentliche Stimulation durch Dürre, die zur Blüte führt, auch schon im Jahre vorher erfolgen können. Generell würde die Theorie von der Stimulation im Vorjahr, wie auch noch aus dem weiter unten Angeführten hervorgeht, nicht zutreffen. Eine Analyse der Einzelfälle hat Brandis nicht unternommen; er weist S. 15 selbst schon darauf hin, daß nicht nach allen trockenen Jahren die Bambuseen zur Blüte kamen. Jedenfalls ist Brandis aber der Meinung, daß die Blütenentwicklung — das nötige Rhizomalter vorausgesetzt — durch derartige Witterung „beschleunigt" werden kann.

Daß manche Bambuseen nach solchen Trockenzeiten oft massenhaft in Blüte getreten sind, steht für Ostindien außer Zweifel. Seifriz[30]) bemerkt jedoch hierzu: da dort Trockenperioden häufig sind, wäre es ein Zufall, wenn nicht hie und da die Blüte in die der trockenen Witterung folgende Zeit fiele. Einen leichten Einfluß des genannten

klimatischen Faktors will auch Seifriz nicht von der Hand weisen, zumal gerade für Indien keine durchschlagenden Beweise des Gegenteils vorliegen. Einen zwingenden Grund gegen die Verallgemeinerung der Trockenheitshypothese sieht Seifriz aber in folgendem: Dieselben Bambuseen blühen zur gleichen Zeit wie in temporär trockenen, auch in solchen Gegenden, in denen trockene Jahreszeiten unbekannt sind, also auch nicht vorausgehen konnten (West-Java). In einem anderen Fall, bei Chusquea abietifolia, einer kletternden Bambusee, wurde von Seifriz (1920) außerdem nachgewiesen, daß sie auf Jamaika im Jahre 1918 gerade nach einer nassen Periode in Blüte trat.

Nichts wäre erwünschter als genaue Angaben über die zeitliche Verteilung der Regenmengen, die mittleren Jahrestemperaturen sowie den Witterungscharakter im allgemeinen in den Bambusgebieten (Ostindiens z. B.). Brauchbares statistisches Material dieser Art fehlt aber durchaus. Die Durchsicht der meteorologischen Jahrbücher z. B. des großen „Report of the Meteorology of India" von H. F. Blanford lehrt außerdem, daß die Jahresmitteltemperaturen an den verschiedenen meteorologischen Stationen sehr wechseln, die Unterschiede der jährlichen Regenmengen an der gleichen Station aber oft sehr gering sind, so daß ich nicht glaube, daß aus diesem Material — ohne sehr große vergleichende Studien — etwas erschlossen werden kann. Diese Umstände zwingen, zur weiteren Beleuchtung des Problems nach indirekten Methoden su suchen. Eine derartige soll im Schlußabschnitt dargelegt werden, doch sei hier im Anschluß an Seifriz folgendes mitgeteilt, um die Frage des Klimaeinflusses zu erörtern: Die Vegetation ist in den meisten Gegenden Ostindiens stark von den Monsunen abhängig, zwischen den Regenzeiten liegen längere Trockenperioden. Im Jahre 1899 blieben die Monsunregen in weiten Teilen Indiens aus; die Folge war eine enorme Trockenheit. In Nordindien aber blühten unmittelbar vor und einige Zeit nach dieser strengen Dürre weite Bestände von Bambusa arundinacea (Ind. Forest. 1899, **10**, S. 178). Es kann daher diese Blüte wenigstens in der vor der Trockenheit liegenden Zeitspanne nicht durch Dürre bedingt gewesen sein, die 5 Vorjahre waren nämlich durchaus normal. Eher kann man denken, die Blütezeit der noch ausstehenden Bestände sei in diesem Fall durch das Einsetzen der Trockenperiode hinausgeschoben worden. Allerdings stand nach der Dürre 1901 auch, soweit bekannt, ein Areal von etwa 1200 Quadratmeilen, das mit Dendrocalamus strictus bestanden war, in Blüte — ein „universal phenomenon" wie es in Ind. Forest. 1901, **11**, S. 126 heißt. Diese Tatsache könnte wiederum für eine Theorie der Trockenheits-Bedingung ausgenutzt werden.

Auch für Bambusa polymorpha nimmt Seifriz an, daß außer der Trockenheit noch ein weiterer Faktor den Blüteeinsatz bestimmt. Diese Pflanze blühte nämlich nach Ind. For. **13**, S. 244, 1903 im Jahre 1853 (Ortsangaben siehe im speziellen Teil). Erst im Winter 1918/19 blühten wieder einige hundert Acres — von Hunderten, wenn nicht Tausenden von Quadratmeilen, also bei weitem nicht die ganze Fläche. Die Pflanzen waren damals 65 Jahre alt. Sie hatten alle Trockenperioden während dieses Zeitraums überdauert, ohne zu blühen, und die meisten gingen auch 1918/19 nicht dazu über.

Von Chusquea abietifolia sandte man 1884 Exemplare von Jamaika nach Kew in England. 1885 blühten sie dort zur gleichen Zeit wie die Bestände in Jamaika. Das Klima kann für diesen Fall synchroner Lebensäußerung unmöglich ausschlaggebend gewesen sein. Man kann hier daran denken, daß bei der kurzen Zeitdifferenz von 1 Jahr die Blüten bei allen Exemplaren schon vor der Verpflanzung angelegt waren; doch liegen für diese Vermutung keine entwicklungsgeschichtlichen Beweise vor.

Das Jahr 1918 zeitigte besonders auffällige Blüteerscheinungen auch auf Ceylon: im Garten zu Peradenia blühten damals außer Dendrocalamus giganteus und einem Teil der Exemplare von Dendroc. strictus auch noch zum ersten Mal Bauhinia anguina sowie 7 — nach anderer Angabe 9 — von 18 Exemplaren der Corypha umbraculifera (Juni 1918). Letztere Pflanzen waren nachweislich 37 Jahre alt. Außerhalb des Gartens wurden 1918 200 Exemplare dieser Palme blühend angetroffen. An Hand meteorologischen Materials konnte Seifriz wiederum zeigen, daß 1918 auf Ceylon kein sehr trockenes Jahr war. Dagegen waren z. B. 3 Monate des Jahres 1916 sehr trocken, auch 1903 und 1905 waren trockenere Zeiten als 1918, und das Jahr 1911 war enorm trocken. In all diesen Jahren kamen die Pflanzen jedoch mit Ausnahme einer einzigen Corypha 1903 nicht zum Blühen. 1918, und zwar ebenfalls im Juni (!), blühte aber auch das einzige alte Exemplar von Corypha in Buitenzorg, einer Gegend, die keine Dürre kennt. Diese Tatsachen sprechen nicht für die ausschließliche Bedeutung der Trockenheit, speziell das letzte merkwürdige Zusammentreffen kann nicht durch absolute Trockenheit, höchstens durch relativ geringeren Regenfall in Java bedingt gewesen sein. Doch fehlen zur näheren Prüfung dieser Frage leider meteorologische Daten. Außer der Corypha blühten 1918 in Buitenzorg noch sieben Spezies von Bambuseen.

Nach all dem scheint also Trockenheit weder der einzige Faktor zu sein, der die Blüte auslöst, noch ein absolut notwendiger — wie

z. B. die Blüte von Bambusa arundinacea 1898 beweist. Andere Außenfaktoren, die das Blühen begünstigen könnten, sind bis jetzt nicht bekannt. Nur das Alter der Pflanzen spielt nach Seifriz noch eine wichtige Rolle. Zu dem Vorhergehenden sei bemerkt, daß Trockenheit und erhöhter Lichtgenuß — bei mangelnder Bewölkung — wohl stets vereinigt sind, so daß also auch hier ein Faktorenkomplex vorliegt.

Wenn man die Frage der Temperatur usw. erörtert, darf man noch einen Punkt nicht außer acht lassen. Seifriz sagt nämlich, wenn die Blüte einer Art gleichzeitig in zwei Gebieten, nämlich einem kälteren und einem heißeren, oder in einem feuchten und einem trockenen eintritt, kann die Temperatur bzw. die Niederschlagsmenge keine Rolle spielen. Dies ist nicht ganz stichhaltig: denn es kann in beiden Gebieten, sowohl dem absolut kälteren wie dem wärmeren usw. in demselben Jahr relativ warm, im andern Fall z. B. übernormal feucht gewesen sein. Möglicherweise reagieren dann die Pflanzen auf die relative Temperaturerhöhung usw., gleichviel ob ihre Umgebung „absolut" warm oder kühl ist.

Gegenüber der Theorie von der Trockenheit als Ursache der Massenblüten ist von anderer Seite (Hori[11]), Mac Millan[18]) folgende Anschauung vertreten worden: Das Blühen ist eine „krankhafte" Erscheinung, es hängt vielleicht zusammen mit dem Anwachsen des Zuckergehaltes in der Pflanze. Die Blüte wird veranlaßt durch eine Änderung des Stoffwechsels innerhalb der Pflanze selbst. „Krankhaft" wird der Vorgang von Hori offenbar deswegen genannt, weil er glaubt, daß mit der Zunahme des Zuckergehalts eine Abnahme (depletion) anderer, für das vegetative Wachstum notwendiger Stoffe einhergeht.

Die von Hori vertretene Hypothese erinnert lebhaft an gewisse von Goebel und Klebs entwickelte Vorstellungen. Während Seifriz sie der Trockenheits-Theorie scharf gegenüberstellt, glaube ich, daß sie sich mit dieser sehr gut vereinbaren läßt. Denn Trockenheit und erhöhter Lichtgenuß, welche ja vereinigt auftreten, bedingen jedenfalls eine erhöhte Ansammlung von Assimilaten. Von anderen Autoren wird mehr der Umstand in den Vordergrund gestellt, daß im Rhizom eine beträchtliche Menge von Stärke usw. aufgehäuft sein muß, bevor es zur Blüte kommen kann. Die relative Erhöhung der Assimilate gegenüber dem Betrage der durch die Wurzeln aufgenommenen Wassermengen und Nährsalze führt aber nach dem, was wir heute wissen, in vielen Fällen eben zur Blüte. Dafür, daß der Einsatz der Blüte aus einer Erschöpfung des Bodens sich herleitet, liegen keinerlei Be-

weisgründe vor, ebensowenig, daß die Ursachen der Massenblüten in gewissen Schädigungen der Pflanzen zu suchen sind, die in bestimmten Jahren auftreten. Wie Beobachtungen ergaben, können sie nur in Einzelfällen die Blüte herbeiführen [Seifriz[30])].

Eine weitere Theorie stellt sich auf den Standpunkt, daß die Blüteperiode durch einen erblichen Faktor festgelegt ist. Dies trifft im groben wohl zu: Pflanzen, die allgemein sehr lang zu ihrer Entwicklung brauchen, werden nicht in ihren ersten Lebensjahren zur Blüte schreiten. Weiterhin aber würde diese Theorie etwa besagen: die vegetative Lebenskraft einer bestimmten Pflanze reicht aus für eine genaue festgelegte Zeit, z. B. 32 Jahre. Dann läuft das Uhrwerk ab, es setzt mit Notwendigkeit die Blüte ein, sodann das Absterben zum mindesten der oberirdischen Organe. Die Gründe, welche gegen diese mehrfach (s. unten) vertretene Theorie in der gegebenen Fassung sprechen, werden im Schlußabschnitt dargelegt werden.

Die Meinungen stehen sich also bis jetzt folgendermaßen gegenüber: 1. Es sind in erster Linie äußere Ursachen für den Einsatz der Blüte verantwortlich (Kurz, der Hauptsache nach Brandis, Schimper, Hori). 2. Blütezeiten werden durch innere Ursachen bestimmt (Kawamura, Seifriz, zum Teil). 3. Beiden Ursachenkomplexen kommt Bedeutung zu. So sagt Hooker in Him. Journ. I, 155: Die Pflanzen blühen, wenn sie ausgewachsen sind und „the circumstances of the season are favourable to their flowering". Loew (siehe S. 518) äußert: „klimatische Bedingungen und Alter des Rhizoms mögen einen Rolle spielen". Seifriz schreibt an anderer Stelle: „Die zeitliche Erreichung der Geschlechtsreife ist eine „angeborene" Eigenschaft der Organismen, ebenso wie der Eintritt des Alters. Der Zeitpunkt im Lebenszyklus, in welchem Geschlechtsreife eintritt, ist bei manchen Pflanzen offensichtlich durch äußere Einflüsse mitbestimmbar." Im übrigen faßt Seifriz seine Ansichten resigniert zusammen: „It is impossible to deny the assumption of Klebs that where we are unable to find the controlling environmental factors, we have simply failed to search far enough; yet, until the exact combination of external stimuli is found, the theory that gregarious flowering is dertermined by a germinal factor stand withouth disprouf (= Gegenbeweis)."

Was die Vorgänge nach der Blüte anlangt, so hören wir darüber am besten das Urteil von Brandis[3]), (S. 565): „Nach der Reifung der Samen sinken die Stämme von Bambusa arundinacea zu Boden. Im nächsten Jahre erheben sich dann auf demselben Boden unzählige

Keimpflanzen." In derselben Weise wird das Absterben nach der Blüte auch für andere Arten beschrieben. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß nach weniger „heftigen" Blüten bei vielen Arten die Rhizome ausdauern und später neue Sprosse treiben, während die oberirdischen Organe gänzlich zugrunde gehen.

Bevor neuerdings in eine Diskussion über die Ursachen des Blüteeinsatzes eingetreten werden kann, ist es erforderlich, die vorhandenen Mitteilungen zu sichten und die beobachteten Tatsachen einander gegenüberzustellen. Mit Angaben, die aus den Schedulis der Herbarien gezogen sind, ist für unsere Frage nichts auszurichten. Man erhält, wie mir die Durchsicht des Münchner Staatsherbars bewies, dabei nur Zahlen für die Jahre, in denen zufällig Sammler in irgendwelchen Gegenden blühende Exemplare antrafen, es kommen Exemplare aus „großen" Blüten ebenso wie Einzelblüher, die ja stets auftreten, zur Aufzeichnung, man weiß bei den meisten Arten überhaupt nicht, ob sie periodisch blühen und erhält des öfteren für eine Art nur eine einzelne Zahl. Man kann sich daher nur auf Literaturangaben stützen. Dabei sei gleich von vornherein auf eine große Schwierigkeit aufmerksam gemacht: der betreffende Autor z. B. Camus[7]), gibt häufig nicht an, ob eine sogenannte „general flower" vorlag oder nicht, und wenn dies der Fall ist, steht immer noch dahin, ob der Autor mit Recht sie als solche einschätzte und ob die Art richtig bestimmt war.

Zu unterscheiden ist zwischen drei biologischen Gruppen: 1. den Bambuseen, die streng periodisch und dann oft alle auf einmal in bestimmten Gegenden blühen; hierher gehört Bambusa arundinacea [nach Brandis[4]), S. 2); 2. solchen, die nur teilweise eine Periode einhalten und dazu neigen, mehr sporadisch zu blühen; in dieser Gruppe finden sich alle Übergänge zwischen 1 und 3; 3. solchen, die keine Regelmäßigkeit in der Blütenfolge erkennen lassen oder alljährlich blühen. — Allein die erste Gruppe soll im folgenden eingehender behandelt werden.

Ostindien.

Über Bambusa arundinacea, eine zu der ersten Gruppe gehörige, in Ostindien sehr verbreitete Pflanze, liegt das größte statistische Material vor. Es wird aus diesem Grunde hier auch am ehesten Einblick in den Kausalnexus der Vorgänge zu gewinnen sein. Die Hauptblütejahre an der Westküste Ostindiens waren nach Beddome[2]) (S. 229) und Brandis

1804 } 32 Jahre Differenz
1836 }
1836 } 32 „ „
1868 }
1868 } 30—31 „ „
1898/99 }

Die Länge der Periode beträgt also etwa 31,5 Jahre. Man darf allerdings nicht glauben, daß die Massenblüten in allen Gegenden Indiens in die genannten Jahre fielen. Brandis weist in „Forest Flora“ auf Ausnahmen hin: „In manchen Gegenden hat B. arundinacea einigemale in anderen Jahren als in den genannten geblüht, und in allen Fällen, in denen das gleichzeitige Blühen einer Art in großen Landstrichen beobachtet wurde, gab es in den folgenden Jahren noch Nachzügler.“ 1906, S. 671 sagt Brandis ferner: „B. arundinacea blüht periodisch und gleichzeitig in einem Distrikt. Einzelblüher finden sich nur gelegentlich. . . . . Die folgenden Daten scheinen die Annahme zu rechtfertigen, daß eine Massenblüte in Perioden von 30—32 Jahren in einem Distrikt Platz greift.“ Damit nimmt Brandis also denselben Standpunkt ein, den die übrigen Autoren (Beddome, Kawamura, v. Jhering usw.) für gewisse Arten vertreten. Auch Gamble sagt: „Roughly, it may be said to flower every 30 years.“

Blühend gesammelt wurde B. arundinacea nach Brandis u. a. in verschiedenen Teilen Indiens in folgenden Jahren:

→ 1804 Westküste: Malabar, Süd-Kanara, Wainad und Coorg. Große Blüte.
1812 Orissa (Ostküste): allgemeine Blüte. Nach Kurz.
→ 1816/17 Travancore, Südspitze Ostindiens, nach Beddome und Bourdillon zitiert, Ind. For. 1893, S. 20. Große Blüte.
→ 1836 Westküste: Malabar, Süd-Kanara, Wainad und Coorg, nach W. Sleemann, mitgeteilt von Munro. Große Blüte.
Dehra Dhun, angepflanzt.
1839 am Nerbudda-Fluß bei Japalpur (Jubbulpore) und Mundla, nach Munro.
[1864: an anderer Stelle steht bei Beddome 1866, eine Angabe dürfte also auf einem Irrtum beruhen. Westküste: Nord-Kanara, ferner Bidungulu, Supa-Wälder. Es steht nicht fest, ob es sich hier wirklich um B. arundinacea handelte.]
* 1865 im Balaghat-Distrikt (Zentralprovinzen).

1868 „In den meisten Gegenden Ostindiens“ (Brandis); Malabar, Süd-Kanara, Wainad, Coorg. Nach Beddome erstreckte sich diese große Blüte über mehrere Jahre: **1868—73.**

1869/70 Travancore, große Blüte, nach Beddome und Ind. For. 1893, S. 20. Pandratola-Reserve, Südseite der Satpura-range, Zentralprovinzen. 1869/70 soll nach Beddome ein sehr trockenes Jahr gewesen sein.

1870 Süd-Travancore, zum Teil, nach Bourdillon in Ind. For. — Jabalpur. $^4/_5$ der angepflanzten Exemplare standen nach Nicholls (Ind. For.) in Blüte.

1874 Mulda (Malda?)

* 1879/80 Nordtravancore.

* 1880 Oudh, nach Wood in Ind. For. **8**, 59.

1881 Dehra Dhun, Massenblüte der angepflanzten Exemplare, nach Bourdillon, Ind. For. **6**, 336.

[Basudea nach Kumaon; Koimbatore-Distrikt; auch sonst nach Brandis teilweise in Blüte, also keine Massenblüte.]

1882 Travancore nach Bourdillon. Massenblüte?

* 1885 Narsingpur, nach Nicholls in „Pioneer“ 1893.
Rajim (Zentralprovinzen), nach demselben.

* [1889 Nallamalai-Hügel von Kurnool nach Gamble. Einzelblüte?]

* 1894 Cuttapah = Caddapah, nach R. Mc. Intosh.

* 1896 Rajpipla-Staat.

* 1896—99 Puri und Angul. Massenblüte?
Bengal-Presidency.

1899 Angul Division, große Blüte, Westküste desgleichen. 1898/99. Nordindien 1899 f.

* 1913—15 Puri und Angul. Massenblüte?

Eine interessante Notiz über die Massenblüten der Pflanze findet sich noch bei Haines[11]): Die Bestände in der unmittelbaren Nachbarschaft von Strömen blühen manchmal einige Jahre später als die „an weniger günstigen Örtlichkeiten!“ In Puri und Angul blühte das Rohr 1896 und 1899, dann wieder 1913 und 1915. Die an feuchteren Stellen stehenden sollen in der erstgenannten Zeit nicht geblüht haben. Diese Angaben lassen vermuten, daß Niederschläge doch eine Rolle spielen können und daß Trockenheit den Einsatz der Blüte fördert, wie dies der oben dargelegten Hypothese entspricht.

Sehr bemerkenswert ist, daß wir hier im ganzen auf drei Perioden treffen:

die erste 1804--1836—1868—1898/99: Hauptblüten in Indien.
die zweite 1817—1869 (1870), (eventuell — 1882).
die dritte 1836—1881.

Die erste umfaßt etwa je 31,5 Jahre, die zweite phasendifferente 52 Jahre (eventuell + 12—13), die dritte 45 Jahre. Die erste gilt besonders für die Westküste, die zweite für den Südzipfel Ostindiens, Travancore, die dritte für Dehra Dhun.

Eigentümlich ist ferner noch: Periode 1 umfaßt je ca. 3×11 Jahre, Periode 2 nicht ganz 5×11 (eventuell, wenn man die erste und dritte Zahl vergleicht, 6×11), Periode 3 ca. 4×11.

Der Erklärungsversuch für diese Verhältnisse findet sich im Schlußabschnitt.

Es sind im ganzen 22 Jahreszahlen genannt. Davon werden die neun, mit Klammern zusammengefaßten, schon deshalb, weil sie sich auf gleiche Standorte beziehen, später für eine Analyse der Erscheinung herangezogen werden. Eine Zahl (1864) ist nicht genügend sichergestellt. Zwei (eine?) nämlich 1839 und wahrscheinlich 1874, betreffen Flußufer, für die nach Haines, s. oben, besondere Verhältnisse zu gelten scheinen. Bei neun durch einen Stern bezeichneten ist zweifelhaft, ob wirklich eine mehr als lokale Massenblüte vorlag. Eine Zahl endlich (1812) bildet eine strikte Ausnahme gegenüber der später entwickelten Theorie: die Massenblüte von Orissa.

Im folgenden seien zunächst Daten gegeben für Arten, deren strenge Periodizität bis jetzt für gleiche Standorte in Ostindien nicht sicher erwiesen oder teilweise auch nur wahrscheinlich gemacht ist. Die Blüten folgen sich hier meist in unregelmäßigen Intervallen.

Für Bambusa Tulda, die Brandis noch zu den periodisch blühenden Arten rechnet, gibt derselbe Autor (1899) folgende Blütejahre an:

1863 (1866 wahrscheinlich B. Tulda, nach Kurz im Süddistrikt),
1868 bzw. 1867/68—1872—1876—1880 –1884—1886—1889.

Da nicht bekannt ist, ob die Zahlen sich auf dieselben Standorte beziehen, kann man auch nicht sagen, ob die Blüte — wie es die Zahlen vermuten lassen — sich öfters in Abständen von 4 Jahren wiederholt. Was davon Massenblüten waren, geht aus der Arbeit von Brandis nicht hervor. Jedenfalls neigt die Pflanze zu Einzelblüten (Brandis, S. 12) und unregelmäßigen Einsätzen. Vgl. außerdem die Schlußbemerkung bei Bamb. polymorpha. Haines [11]) sagt, sie blühe in Bihar und Orissa „gregariously and in single clumps".

Bambusa polymorpha wird von Brandis ebenfalls unter die periodisch und herdenweise blühenden Arten gezählt. Als Blütejahre werden genannt: 1853,

1859 Pegu-Yoma, Tharawaddi und Pranedistrikt.

1860; ferner 1861 etwas nördlich und südlich der angegebenen Gegenden.

Die 1883, nämlich **30** Jahre nach 1853, erwartete Blüte blieb aus. 1898: Allgemeine Blüte im Pegu-Circle-Forst, n. Brandis.

1902/03 (n. Wâthon in Ind. Forest.) blühte ein Areal von hunderten, wenn nicht tausenden von Quadratmeilen, die Blüte dauerte 8 Monate lang, nämlich von August bis April.

1918/19 blühte die Pflanze im selben Distrikt wie 1853 zum Teil. „Einige Hundert Acres von hunderten oder tausenden von Quadratmeilen." Die Pflanzen waren damals 65 Jahre alt. Auch hier beträgt das Intervall zwischen zwei entfernteren Blütezeiten im selben Distrikt 65—66 Jahre (2×33!).

Im übrigen sollen bei Bambusa polymorpha und B. Tulda ähnliche Unterschiede vorkommen (Brandis 1899) wie bei B. arundinacea: In einem Distrikt blühen die Pflanzen sämtlich in einem Jahr, in einem anderen ein oder einige Jahre später.

Dendrocalamus strictus.

1868/69 blühten die Pflanzen in Burma, n. Kurz.

1870 desgleichen.

1901 in den Zentralprovinzen (Oberburma), n. Smythies und Branthwaite (s. unten). Das Intervall betrug also wiederum 31—33 Jahre!

1918 blühte ein Teil der Pflanzen in Peradenia (Ceylon), vgl. Ceylon Adm. Reports [8]).

Brandis (1899) nennt als Blütejahre für verschiedene Distrikte 1865, **1870** — bedeutende Blüte — 1880, 1887, 1890, 1891, Broun, s. unten, 1883, 1884, 1886.

Nicht ohne Interesse ist die Reihenfolge in geographischer Hinsicht: 1865 Zentralprovinzen; 1870 Garwhal, östlich Simla, am Fuß des Himalaya. 1880 Oudh, südöstlich davon, Nordwestindien. 1887 Kurnool, südlich Heiderabad. 1890 Golgondhügelland, Haiderabad. 1891 Nord-Arcot, westlich Madras. Die Blüte setzte also im Norden Indiens ein und schritt im allgemeinen in südlicher Richtung fort. In welchen (klimatischen?) Umständen die Ursache dieser eigentümlichen Erscheinung zu suchen ist, steht durchaus dahin. Ein ähnlich sukzessives

Fortschreiten der Blüte in benachbarten Gegenden meldet übrigens auch A. F. Broun, Ind. Forest. **12**, S. 413—414.

1893 Coimbatore.

1901 blühten im Chanda-Distrikt (Zentralprovinzen) etwa 1200 Quadratmeilen, n. A. Smythies, Ind. For. **11**, 1901, S. 126.

1902 blühten „Rhizomschößlinge" in Oberburma, n. Branthwaite, Ind. For. **18**, 233, 1902.

Trotz der bestehenden Unregelmäßigkeiten nimmt Smythies auch für diese Art eine Blüteperiode mit Abständen von ca. 30 Jahren, Seifriz eine solche von 32 Jahren für denselben Standort an. Smythies schließt dies aus den Aussagen von Eingeborenen, die die Blüte in ihrem 70. — 1901 — und in ihrem 10. Lebensjahr (1840?) gesehen, in ihrem 40. also übersehen haben sollen. Brandis dagegen hält Dendr. str. für eine Pflanze ohne strengere periodische Blütefolge, weil blühende und nicht blühende Exemplare zu oft nebeneinander vorkommen.

Die Angaben widersprechen sich, ob nach einer Blüte bei Dendr. strictus auch die Rhizome absterben; Brandis[8]) sagt: „Wenn alle Halme Blüten trugen, so bringt das Rhizom, dessen Reservestoffe erschöpft sind, eine Zeitlang nur schwache, dünne Stengel hervor und erlangt erst allmählich die Kraft, Halme von normaler Höhe und Dicke zu treiben.

Nach Haines[11]) blüht Dendr. str. in Bihar und Orissa fast in jedem Jahr sporadisch.

Wenden wir uns nun den Beobachtungen zu, die in Indien an anderen Bambuseen gemacht wurden.

Arundinaria falcata blühte 1882. Periodisch?

„ intermedia 1848 n. Hooker; 1868 n. Anderson; 1879 n. Gamble. (11 Jahre Abstand zwischen den beiden letzten Zahlen.)

„ spathiflora 1821 in Nepal n. Wallich. 1881 in Jaunsar n. Brandis; 1882 ebenda n. Fischer u. Broun; 1892/93 in Deoban, Kedarkanta n. Gamble.

Bambusa Brandisii blühte 1880 in Chittagong. Periodisch?

„ gigantea 1861 in Kalkutta und „30 Jahre vorher".

„ nutans 1840. Man erwartete eine neue Blüte 1895, vgl. Brandis 1899. Ob sie eintrat, wird von Brandis nicht mitgeteilt. Es ist vielleicht erwähnenswert, daß man gerade nach 55 (5×11) Jahren den Wiedereintritt

der Erscheinung erwartete. Dieses Intervall scheint bei verschiedenen Arten in Indien eine Rolle zu spielen.

Cephalostachyum capitatum blüht ähnlich wie Dendrocalamus strictus meist sporadisch, mitunter aber in Masse, so nach Beobachtung Gambles 1874 in weiten Gebieten in den Chel- und Neoratälern in Britisch Bhutan. — Für Sikkim werden von Camus[7]) die Jahre 1848, 1866, 1869, 1874, 1878, 1892 genannt, für Monts Khasia 1830, 1835, 1850, 1871/72.

„ gracile wurde nach Brandis blühend gefunden 1859, 1861, 1862, 1880.

„ pergracile blühte 1862 uud 1879/80 in sehr trockener Zeit im Tharrawady-Distrikt, n. Kurz. Nach Haines blüht die Art in Bihar und Orissa in Masse oder sporadisch, wahrscheinlich je nach dem Jahr.

„ pallidum blühte n. Camus[7]) 1835, 1872, 1878, 1885/86.

Dendrocalamus giganteus blühte 1860/61, 1892/93, 1903—1908 (Peradenia) und 1918. Nach Mac Millan[18]) wurde die Pflanze 1831 in Kalkutta eingeführt. Sie blühte 1861, also nach 30 (!) Jahren erstmals. 1856 wurde sie auf Ceylon angepflanzt, 1886 — nach 29 (!) Jahren blühte sie dort (b. Abbotsford).

„ Hamiltoni blühte bisweilen in Masse, so 1894 nach Gamble (S. 86) in Sikkim und Dehra Dhun; sonst sporadisch, vgl. Haines[11]).

Melocanna bambusoides blühte nach Munro in großem Maße 1863 bis 1866 in Tipperah, Rungpore, Arracan und Chittagong. 1892 in Assam. Kurz[17]) (S. 257) und Gamble[10]) (S. 120) rechnen auch hier mit einer 30jährigen Periode für denselben Standort. „Die Rhizome werden wohl 100 Jahre alt", sie müssen also die oberirdischen Organe mindestens zweimal überleben.

Ochlandra travancorica soll eine 7jährige Blüteperiode einhalten. Die Pflanze wurde 1868, 1875, 1882 und 1905 am selben Standort, aber nur vereinzelt in Blüte beobachtet.

Oxytenanthera albo-ciliata wurde in Indien und Indochina blühend gesammelt [n. Camus[7])]: 1857, 1871, 1880, 1891/92, 1900/01. Ob es sich hierbei um Massenblüten handelt, geht aus den Angaben — wie aus allen übrigen desselben Autors — nicht hervor.

Oxytenanthera Bourdilloni blühte 1888/89. Periodisch?

Teinostachyum Wightianum blühte 1883/84 in Travancore (Gamble), ferner 1887/88 n. Bourdillon; diese Pflanze soll zu den Arten gehören, die erst nach langen Zwischenräumen wieder blühen, näheres ist jedoch nicht bekannt.

„Große" Blüten unbestimmter oder nicht namentlich aufgeführter Arten in Indien. (Meist nach Kurz zitiert.)

1786 und 1824 nach Wallich: Massenblüte um Rampore, in Rohileund. Brandis vermutet, daß Bambusa Tulda, Balcooa oder nutans vorlag. Merkwürdig ist das Zusammenfallen der Blüte 1786 mit der aus Japan von Phyllostachys puberula bekannten.

1836 blühten „all the large bamboos" in Dehra Dhun.

1839 blühten nach Kurz „alle" Bambuseen zu Mundlah; nach Spilsbury „alle" zwischen Jubbulpore und Mundlah.

1857/58 blühten einige bei Calcutta und Parasnath, n. Anderson.

1866 Blüte im Süddistrikt, Bamb. Tulda? Ganze Gegend, n. Gray.

1869/70 blühte der „Thorny" Bambus in Putjur, Nagari, Nagulapuram.

1874 blühten „sehr viele" im botan. Garten Calcutta, n. Kurz.

1879 blühte ein großer Prozentsatz der Bambuseen um Amritsar.

1881 blühten welche in Jaunsar, N.-W.-Provinzen.

1918 blühten sieben Arten in Buitenzorg.

Ohne Einhalten einer Periode, nämlich alljährlich blühen zahlreiche Arten in Ostindien und anderwärts: nähere Angaben finden sich bei Brandis[4]), Gamble[10]) und Camus[7]).

Die auf den vorhergehenden Seiten angeführten Daten sind naturgemäß unvollständig und geben zunächst ein sehr verworrenes Bild, so daß Gefahr besteht, man sehe vor Ausnahmen die Gesetzmäßigkeit nicht. Alle Sonderverhalten ändern jedenfalls an der Tatsache der periodischen großen Blüten bestimmter Arten nichts.

Philippinen.

Auf den Philippinen ist bis jetzt nach Seifriz[30]) keine Bambusee mit periodischer Massenblüte beobachtet worden. Die Pflanzen blühen dort sporadisch und ohne Beziehung zum Klima. Tatsächlich finden sich unter den Arten der Inselgruppe auch keine, die etwa in

anderen Ländern periodisch in Blüte treten: vgl. E. D. Mervill, An enumeration of Philippine flowering plants, Vol. I, Heft 1, Manila 1922.

Japan.

Bei Kawamura (1911) heißt es: Massenblüten der streng periodisch blühenden Phyllostachys puberula wurden nach alten chinesischen und japanischen Manuskripten und neueren Aufzeichnungen beobachtet:

292 n. Chr. – 813	= 521	= 9×57,88	Jahre
813 – 931	= 118	= 2×59	„
931 – 1114	= 183	= 3×60,5	„
1114 – 1247	= 133	= 2×66,16	„
1247 – 1666	= 419	= 7×59,85	„
1666 – 1786	= 120	= 2×60	„
1786 – 1848	= 62		„
1848 – 1908	= 60		„

(Berechnung der Periodenlängen vom Verf.) Die altüberlieferten Daten sind jedenfalls als Aufzeichnungen historischer Ereignisse nicht unzuverlässig. Ob die Zurückführung auf die christliche Zeitrechnung durch Kawamura genau durchgeführt ist, entzieht sich meiner Kenntnis.

Hier liegt eine Periodizität vor mit Intervallen von etwa 60 Jahren oder Vielfachen dieses Betrags. Man darf annehmen, daß die hohen Differenzzahlen (521, 419 und vielleicht auch die über die Zahl 100 hinausgehenden) nicht alle der Wirklichkeit entsprechen, sondern durch Lücken in den Aufzeichnungen zu erklären sind. 1908 (oder um das Jahr 1908?) soll die Pflanze nicht nur in China und Japan, sondern auch in anderen Erdteilen geblüht haben, so in Europa: in Menabilly und Kew in England, ferner in Nyon und Lausanne in der Schweiz. Kawamura sagt, es sei kein Beweis für den Zusammenhang der Blüteperiode mit bestimmten Temperatur-, Beleuchtungs- oder Feuchtigkeitsverhältnissen erbracht worden. Die Fruchtbarkeit des Bodens übt ebenfalls keinen deutlichen Einfluß aus. Die universelle Übereinstimmung in der Zeit des Blüteeintritts führt Kawamura nicht auf allgemeine gleiche äußere Anlässe, sondern darauf zurück, daß bei der herrschenden Vermehrung alle Pflanzen als ein Individuum zu betrachten sind. Überhaupt hält er den Einfluß äußerer Ursachen für unerheblich, jenen innerer für maßgebend. „Äußere können nur gelegentlich etwas beschleunigen oder verzögern.“ Die Frage, ob die von K. angegebenen

Jahre etwa meteorologisch besondere waren, ist schwer zu beantworten, weil die meisten von ihnen zu weit zurückliegen.

Leicht ist das Problem auch deswegen nicht zu fassen, weil Kawamura sagt: „das Blühen hat seit 10 Jahren fast überall in Japan stattgefunden". Wenn es sich hier nicht um eine Undeutlichkeit im Ausdruck handelt, muß die Blütezeit der Phyllostachys — wie übrigens auch der indischen Arten manchmal — sich im Lande über mehrere Jahre erstreckt haben. Ob dann das Jahr 1908 als Hauptblütejahr zu bezeichnen ist, mag dem japanischen Autor anheimgestellt bleiben.

Wenn ein Außenfaktor eine Rolle spielt, muß er wegen der Koinzidenz der Blüten in beiden Erdteilen 1908 von der Art sein, daß er Ostasien und Europa gleichheitlich betrifft.

Im Gegensatz zu Kawamura nimmt Hori[12]) an, daß die Massenblüte in Japan durchaus von äußeren Umständen abhängig ist, und zwar soll sie herbeigeführt werden durch starke Trockenheit des Bodens und der Luft im Hochsommer. (Vgl. hierzu S. 507 f.).

Über die Blüten der japanischen Bambuseen äußert sich ferner O. Loew (On the flowering of Bamboo. Bull. Coll. Agr. Tokyo University Vol. VI, Nr. 4, 1905, S. 365—69). „Klimatische Bedingungen, wie sehr warme und trockene Sommer, ebenso das Alter des Rhizoms . . . . mögen eine Rolle spielen." Auch Loew mißt also Außenfaktoren neben inneren Bedingungen Bedeutung zu.

Für Phyllostachys bambusoides nimmt Kawamura Intervalle von ca. 120 Jahren $= 2 \times 60$ ($= 11 \times 11$?) zwischen den Blütejahren an.

Einen sehr eigentümlichen Umstand hebt Kawamura[16]) noch hervor: „In Japan fallen die Blütezeiten von Phyllostachys puberula meist mit den Ausbruchsperioden von Vulkanen zusammen, aber eine vernünftige direkte Beziehung ist nicht zu finden." Vorausgesetzt, daß erstere Angabe richtig ist, kann man schließen, daß die Eruptionstätigkeit der Vulkane und irgendwelche meteorologische Umstände zeitlich annähernd parallel gehen infolge einer gemeinsamen Grundursache. Tatsächlich liegen bereits mehrere Untersuchungen, welche Sonnentätigkeit und Tätigkeit irdischer Vulkane miteinander vergleichen, vor. Arrhenius (1, Bd. I, S. 143) sagt: „Eine der sonderbarsten Erscheinungen ist die, daß die Tätigkeit der Vulkane kräftiger zu sein scheint in den Zeiten der Sonnenfleckenminima als in denjenigen der Maxima, wie Kluge und de Marchi nachgewiesen haben." Dieselbe Angabe bei H. J. Jensen: Possible relation between sunspots and

volcanic and seismic phenomena and climate, Journ. and Proceedings Roy. Soc. of New S. Wales 38, S. 40—90, 1904 und ebenda 1902. Sapper (vgl. das Referat von Köppen: Beziehung der Vulkanausbrüche zu Lufttemperaturen und Sonnenflecken, Meteorol. Ztschr. **35**, 1917, S. 311) weist in seiner großen, den Zeitraum von 1746—1914 umfassenden Arbeit allerdings 17 Epochen häufiger Vulkanausbrüche nach, denen nur 15 Sonnenfleckenperioden gegenüberstehen. Sapper selbst hält indeß einen gewissen Zusammenhang nicht für ausgeschlossen und auch Köppen ist der Ansicht, „eine eingehendere Untersuchung (des von Sapper gesammelten Materials, Anm. des Verf.) würde sich vielleicht doch noch lohnen". Demgegenüber schreibt der englische Meteorologe N. Lockyer (Brief an die „Times" 19. Mai 1902), daß Erdbeben und Eruptionen am häufigsten sind zu Zeiten der Sonnenfleckenminima und Maxima. Da die Eruptionen nicht immer die gleichen Ursachen haben, wäre über diesen Punkt jedenfalls erst Klarheit zu bekommen, wenn die vulkanischen Phänomene ihren Ursachen nach klassifiziert werden könnten. Vgl. im übrigen S. 527 ff.

Wenn auch der Kausalzusammenhang der berührten Vorgänge noch sehr ungeklärt ist, so mußten sie doch erwähnt werden, um die sonst ganz unverständliche Feststellung Kawamuras in ein besseres Licht zu rücken und einen Hinweis für eine weitere Prüfung der Frage zu geben.

Mittelamerika.

Für dieses Gebiet sind nur von Seifriz[30]) Beobachtungen mitgeteilt worden (Amer. Journ. of Bot. **7**, 83, 1920): Chusquea abietifolia blühte in Jamaika in großem Maßstabe 1885. Im selben Jahr trat die Blüte ein an Exemplaren in Kew, wohin die Pflanzen im Jahre vorher gebracht worden waren. Das nächste Blütejahr auf Jamaika war 1918/19: es ist sicher eigentümlich, daß hier wiederum — wie bei gewissen Bambusa-Arten Indiens — ein Intervall von etwas über 30 (33—34) Jahren vorliegt.

Südamerika.

Die im folgenden mitgeteilten Angaben verdanke ich in erster Linie Herrn Prof. v. Jhering. Auch Prof. Hackel hat mir seine Exzerpte zur Verfügung gestellt. Beiden Herren sei für ihr Entgegenkommen bestens gedankt.

Die Angaben Hackels in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" gehen zurück auf eine Abhandlung v. Jherings in „Kosmos"[13]). Dort wird etwa folgendes ausgeführt: In Südbrasilien, d. h. den Staaten Rio Grande

do Sul und Santa Catharina finden sich größere Bambuseen-Arten, die nach der Blüte außerordentlich reichlich Früchte tragen. Die Samen dienen gewissen Mäusen, vor allem Hesperomys arenicola und flavescens, zur Nahrung. Die Tiere vermehren sich in den Blütejahren infolge des vermehrten Futters so bedeutend, daß allgemeine Mäuseplagen entstehen. Denn nach der Verzehrung der Bambuseensamen fallen die Mäuse in Scharen über die Felder der Kolonisten her. Besonders groß war die Kalamität im Jahre 1876*). Im Jahre 1875 hatte das Bambusrohr „Taquara-y“ (= kleiner Bambus), eine bis jetzt unbestimmt gebliebene Spezies, geblüht. Die Blüte zog sich über einen Zeitraum von 12—14 Monaten hin. Nach einem außerordentlich reichen Samenertrag starb überall das Rohr ab, um 5—6 Jahre vollkommen zu ruhen. Erst seit 1883—84 kam es wieder zum Vorschein, aber nicht gleichmäßig und gleichzeitig. Wahrscheinlich waren also die alten Rhizome der Verwesung anheimgefallen, und die neuen Pflanzen stammten alle aus Samen. Merkwürdigerweise kamen alle Stöcke in einem nach vielen Quadratmeilen messenden Gebiet, ja wahrscheinlich in ganz Südbrasilien im gleichen Jahr zur Blüte. 12—13 Jahre vorher, nämlich im Jahre 1863 blühte dieselbe Pflanze im Gebiete der deutschbrasilianischen Kolonie San Lourenço, im Süden von Rio Grande do Sul. Der Samenertrag war damals nicht so groß wie 1876, dementsprechend auch die Mäuseplage nicht so empfindlich. Die Blüteperiode der Bambusee umfaßt also nach v. Jhering 12—13 Jahre.

v. Jhering berichtet l. c. S. 436 noch über ein weiteres Rohrgras, welches bei Mundo novo vorkommt. Es muß einer anderen Art angehören und soll alle 7—8 Jahre blühen*). Das Absterben des Rohres nach der Blüte ist für die Kolonisten ein Nachteil, weil sie dadurch das Futter für ihr Vieh verlieren. „Vermutlich handelt es sich dabei immer um Chusquea-Arten.“

Über das Blühen von Merostachys konnte v. Jhering keine eigenen Erfahrungen mitteilen. „Die Tradition redet von einem 30jährigen Zyklus!“ In seinem Buche über Paraguay spricht H. Mangels (Wirtschaftliche, naturgeschichtliche und klimatologische Abhandlungen aus Paraguay, München 1904) von einer Periode von 20—30 Jahren. Eine weitere Mitteilung stammt von O. A. Derby in „Scientific American“, referiert in „Indian Forester“ **5**, S. 177, 1880 unter dem Titel „Rats in Brazil and their connection with the flowering of the bamboo“. Danach

*) Ähnliches teilte mir Herr Prof. Hoehne, San Paulo brieflich für die Gegend von Juiz de Fora mit. Nach ihm handelt es sich um Merostachys- und Guadua-Arten.

soll im Staate Paraná ca. alle 30 (!) Jahre eine große Blüte der dort verbreiteten Bambusee einsetzen und ebenfalls eine Mäuseplage die Folge sein. Jahreszahlen werden leider nicht mitgeteilt.

Fr. Müller[23]) schreibt über die Bambuseen im Staate St. Catharina (Südbrasilien): „sie blühen nur selten und dann gleichmäßig in einem weiten Bezirk um dann abzusterben. Doch weiß ich nicht, ob sie dann wieder frisch aus Samen aufwachsen müssen oder aus dem Wurzelstock austreiben. [Anm. des Verf.: bei „schwachen" Blüten ist nach der Annahme v. Jherings letzteres, bei „starken", wie 1876, ersteres der Fall]. Im März 1877 traf ich auf unserem Hochlande ... die Bambuseen überall mit fast reifen Samen und auch diesmal folgte dieselbe Rattennot, wie sie vor mehr als 20 Jahren dort aus gleichem Anlaß eingetreten war. Ich habe in jener Zeit in ‚Nature' einen Bericht vom Hochlande unserer Nachbarprovinz Paraná gelesen, aus dem hervorging, daß auch dort in demselben Jahre ... die Bambuseen geblüht haben." Es geht aus dem Angeführten hervor, daß die Blüte 1877 oder Ende 1876 (da 1877 schon reife Samen vorhanden waren) stattfand, also einige Monate bis 1 Jahr später als in Rio Grande do Sul.

C. v. Koseritz schrieb nach v. Jhering 1876 in der „Deutschen Zeitung": „die Taquara blüht nur alle 30 Jahre. In hiesiger Provinz — S. Lourenço, Rio Grande do Sul — blühte sie zuletzt im Jahre 1843 . . ., ebenso 1876." Hier findet sich schon wieder ein Intervall von 33 Jahren! Das Jahr 1863 wird von Koseritz nicht erwähnt, es brachte — wie auch aus den Mitteilungen von v. Jhering zu schließen ist, wohl nur eine schwache Blüte. Ob man daher von einer 13-Jahr-Periode sprechen darf, scheint mir demnach noch etwas zweifelhaft: mehrere Quellen deuten darauf hin, daß auch in Brasilien die große Periode ca. 30 (33?) Jahre umfaßt.

In Mundo novo setzte noch 1883/84 eine 12—15 Monate währende Blüte ein.

Dr. v. Luetzelburg hatte die Güte, mir mitzuteilen, daß die in der Nähe des Orgelgebirges (westlich von Rio de Janeiro) ansässigen Leute mit einer ca. 9jährigen Periode der Bambuseenblüte rechnen. Zur Zeit der Samenreife sollen sich riesige Schwärme kleiner hellgrauer Tauben einfinden, die vielfach geschossen werden. Eben wegen der Möglichkeit der bequemen Jagd scheinen die Eingeborenen die Periodenlänge zu verfolgen.

Nach weiteren Erfahrungen v. Luetzelburgs blühen im Orgelgebirge nicht alle Arten jährlich; dieselben Arten aber blühen, wenn sie einmal so weit sind, gleichzeitig in Höhen von 1400 und 2000 m

und im Botanischen Garten in Rio, obwohl große Temperaturdifferenzen zwischen diesen Höhenstufen bestehen. Diese Tatsachen sprechen wiederum dagegen, daß die absolute Temperatur ausschließlich den Blüteeinsatz beherrscht. Allerdings steht nicht fest, ob die Arten, die im Sinne der letzten Ausführungen synchron blühen, streng periodische Blüher sind.

Beobachtungen in Europa und Algier.

Ende der vierziger Jahre des vorigen Jahrhunderts wurde nach A. und C. Rivière[26]) Arundinaria japonica nach Frankreich eingeführt. Die Art blühte 1867/68 fast gleichzeitig im Bois de Boulogne bei Paris, zu Sceaux, Marseilles und außerdem im Versuchsgarten zu Hamma in Algier. 20 Jahre also war sie nicht zur Blüte gekommen, dann aber an mehreren klimatisch sehr verschiedenen Standorten zu gleicher Zeit. Bedeutet das, daß der Pflanze ihr Entwicklungsgang so starr vorgezeichnet ist, daß er durch keine klimatischen Unterschiede beeinflußt wird, oder war das Jahr 1867/68 durch besondere klimatische Eigenschaften ausgezeichnet, die sowohl in Frankreich wie in Algier zur Geltung kamen?

Die gleiche Frage drängt sich auf bei zwei anderen, höchst eigentümlichen Fällen, die ebenfalls von A. und C. Rivière mitgeteilt wurden: Arundinaria falcata wurde ca. 1840 in Frankreich eingeführt. 1875, also 35 Jahre später, blühte die Pflanze gleichzeitig zu Angers, Nantes, Hamma in Algier und etwas später, nämlich im März und April 1876 zu Paris.

Phyllostachys flexuosa wurde 1864 aus China importiert. Die Pflanze blühte in Hamma im Februar 1876,
in Toulon im Mai 1876,
in Paris im Juli 1876.

Die letzten Daten und teilweise auch die vorletzten lassen mit Sicherheit die Einwirkung des Klimas erkennen: in Algier (Hamma) dem südlichsten und wärmsten Ort der Beobachtung trat, die Blüte zuerst ein, dann folgte sie in Süd-, dann in Nordfrankreich. Bemerkenswert ist außerdem, daß die beiden letztgenannten, zu ganz verschiedenen Zeiten importierten Pflanzen 1875/76 in Blüte traten.

Leider konnte ich nicht ermitteln, ob die genannten Arten auch in ihrer Heimat im gleichen Jahre blühten. In Japan blühte Arundinaria japonica nach Camus 1877, 1880, 1886, 1898; für die vorhergehende Zeit liegen keine Angaben vor.

Im Botanischen Garten München blühte Bambusa verticillata 1833 und 1870. Arundinaria Simoni 1864 im Dezember, 1905 im März und 1906 im November. Auf der Insel Mainau im Bodensee blühten in den letzten Jahrzehnten nur zwei

Arten, Bambusa gracilis und Arundinaria falcata, beide (Ende?) 1917. Die Samen reiften im Sommer 1918. (Freundliche Mitteilung von Herrn Garteninspektor Nohl.) Man fragt auch hier, warum gerade 1917/18 die Blüte einsetzte. Vgl. hierzu den Schlußabschnitt.

Andere Pflanzen mit mehr oder weniger gleichbleibender Blüteperiode.

Zweifellos gibt es eine ganze Anzahl ausdauernder Pflanzenarten außer den Bambuseen, die nicht jedes Jahr, sondern nur in längeren, mehr oder weniger bestimmten, d. h. gleichbleibenden Zwischenräumen blühen, doch liegen zu dieser Frage nicht allzu viele und nur sehr zerstreute Beobachtungen vor. Die im folgenden mitgeteilten Fälle stellen sicher nur eine kleine Zahl der bisher bekannt gewordenen dar, doch mögen sie vorderhand genügen. Nach Brandis[4]) blühen gewisse Strobilanthes-Arten (Acanthaceen) periodisch und dann gleichzeitig: Str. Kunthianus soll alle 5—6 Jahre, Str. sessilis alle 4—5 Jahre, Str. gossypinus alle 10 Jahre „gregariously" blühen. Es besteht also eine gewisse Analogie zu den Bambuseen, aber die Periode hat — wie Brandis an anderer Stelle hervorhebt — doch eine „considerable latitude", so daß jedenfalls keine weitgehende Regelmäßigkeit vorliegt.

Nach Ridley (mitgeteilt von D. Brandis: Die Familie der Dipterocarpaceen und ihre geographische Verbreitung. Sitz.-Ber. der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilknnde, Bonn, 1896, S. 20) blühen auf der Halbinsel Malakka mehrere Dipterocarpaceen, nämlich zwei Arten von Hopea, (H. intermedia und Mengarawan) und vier Arten Shorea (leprosula, parvifolia, pauciflora, macroptera), mit großer Regelmäßigkeit jedes 6. Jahr. Die Blüten sollen mit sehr trockenen Jahren zusammenfallen.

Auch manche unserer Waldbäume blühen nicht alljährlich. Man findet Angaben über diesen Gegenstand bei F. W. Neger: Biologie der Pflanzen, Stuttgart 1913, S. 584, in den Handbüchern der Forstbotanik, z. B. dem von Nördlinger, Stuttgart, 1876 und bei Moebius[22]). Fortlaufende Registrierungen der Blütejahre für bestimmte Standorte sind mir jedoch nicht bekannt geworden.

R. Hartig und R. Weber (Das Holz der Rotbuche, Berlin 1888, S. 47—48 und Hartig, Bot. Ztg, 1888, S. 837 ff) haben für die Buche, Eiche, Weißtanne und Fichte, also bei unregelmäßig blühenden europäischen Waldbäumen festgestellt, daß in den Blütejahren eine besondere Anhäufung von Stärke in den Markstrahlen und im Holzparenchym hervortritt, und daß diese .Stärke während der Blütenbildung verbraucht wird. Bedeutende Assimilation im selben oder im

Vorjahr — die ihrerseits weitgehend von klimatischen Bedingungen abhängig ist — würde also die Blüte gestatten, wenn nicht bedingen. Wir werden daher auch durch diese Befunde zu der Anschauung gedrängt, daß letzten Endes ein klimatischer Faktor die Blüte induziert, wenn die inneren Vorbedingungen gegeben sind.

Bei gewissen Orchideen Malesiens (Dendrobium crumenatum, Phajus Blumei) können nach den bisherigen Erfahrungen die Blüteeinsätze sich so folgen, daß nur einige Tage zwischen zwei Simultanblüten liegen, oder die Zwischenzeit umfaßt mehrere Monate. Die Orchideen, die gemeinsam in Blüte treten, brauchen nicht gleichalt zu sein; bei den herdenweise blühenden Bambuseen hat man dies für die Rhizome offenbar meist für erforderlich erachtet. Die einzelnen gleichzeitig blühenden Sprosse dagegen können z. B. bei Bambusa arundinacea, von sehr verschiedenem Alter sein [vgl. Moebius Biol. Zbl. 1892, S. 618 und Seifriz[30])]. Auch sagt Brandis in „Forest Flora“: Kleine aus Ablegern und Stecklingen erzogene Pflanzen blühen zur selben Zeit wie die großen Büsche, von denen die Ableger genommen waren.

Man wird also einstweilen nicht behaupten können, daß in diesem Punkt ein genereller Unterschied zwischen den in Betracht kommenden Orchideen und Bambuseen besteht. Auch bei Dendrobium crumenatum wird — wie Karsten[15]) hervorhebt — jedenfalls durch einen äußeren Faktor (Regen) die Blütenentfaltung mit ausgelöst. Die Natur eines zweiten, wahrscheinlich außerdem wirksamen meteorologischen Faktors ist nicht sichergestellt. Die alte Ansicht von Treub (Quelques observations sur la végétation dans l'île de Java, Bull. des sceances de la soc. Royale de Botan. de Belgique, Tome 26, 2. Teil, 1887, S. 182), der sich für eine ausschließlich innere Ursache der Blütenentwicklung ausspricht, hat man also fallen lassen.

Moebius 1892, S. 618 erwähnt noch die Beobachtung, daß die Blüte des Zuckerrohrs in verschiedenen Jahren sehr ungleich ist (S. 612). Über andere Pflanzen mit seltener Blüte (Agave, viele Palmen, Dracaena Draco, Azolla) liegen anscheinend keine Registrierungen vor. Die Ansicht von Moebius über das Gesamtphänomen ist: „Jede Pflanzenart besitzt die durch Vererbung fixierte Eigentümlichkeit, in einer bestimmten Phase ihrer Entwicklung Blüten zu produzieren, und diese Phase tritt je nach der Spezies nur einmal oder wiederholt in der Entwicklung ein. Wie aber der ganze Lebenslauf der Pflanze abhängig ist von äußeren Faktoren, Wärme, Licht, Feuchtigkeit, Bodenverhältnissen usw., so natürlich auch das Blühen.“ Letztere Phase kann nach Moebius

durch äußere Faktoren innerhalb gewisser Grenzen verschoben oder überhaupt unterdrückt werden. Dieser Ansicht schließe ich mich auch hinsichtlich des Blüteproblems der Bambuseen durchaus an.

Es ist möglich, daß Erscheinungen phänologischer Art einen Rhythmus zeigen, dessen Kurve mit der meteorologischer Faktoren (Wärme, Licht und daher auch mit der der Sonnenflecken) parallel verläuft. Einige Angaben in dieser Hinsicht findet man bei Sv. Arrhenius[1]), (S. 141 ff). So soll unter anderem nach englischen und französischen Autoren die Blüte verschiedener europäischer Pflanzen (Castanea vesca, Tussilago, Anemone nemorosa, Prunus spinosa, Rosa canina, Chrysanthemum leucanthemum) im Frühjahr eher einsetzen in Jahren mit vielen Sonnenflecken — wie angenommen wird wegen der in diesen Jahren frühzeitiger erhöhten Temperatur. Bei Arrhenius finden sich auch einige Kurven für das jährliche Aufblühen obengenannter Pflanzen.

Die meisten phänologischen Arbeiten sind für die angeschnittene, hier aber nur nebenbei berührte Frage nicht auswertbar, weil sie nicht für eine größere Reihe von Jahren den Tag des Aufblühens im Frühjahr angeben. Verwendbar sind die Angaben R. Casparys („Über die Zeiten des Aufbrechens der ersten Blüten in Königsberg". In Schrift. der physik.-ökon. Gesellsch. Königsb. 23, 1882), dessen Tabellen die Zeit von 1863—1881 umfassen. Man kann indes aus ihnen nur konstatieren, daß in dem Jahre des Sonnenfleckenmaximums 1870 keineswegs eine besonders frühzeitige Entfaltung der Blüten beobachtet wurde, die Erfahrungen Casparys also denen der englischen Autoren widersprechen. Die auf der 2. Seite der Tabelle genannten Pflanzen blühten meist 1869 und 1873 am frühesten. Hier genügt es, auf diesen Widerspruch hingewiesen zu haben.

Die Frage des Einflusses von Außenfaktoren auf den Blüteeinsatz.

Immer wieder tritt uns im vorausgehenden bei den Bambuseen die Zahl von ca. 30 Jahren für die Periodenlänge entgegen, in anderen, weniger zahlreichen Fällen waren es Zahlen zwischen 55 und 65. Dies legt den Gedanken nahe, nach einer meteorologischen oder kosmischen Erscheinung zu suchen, die gleichfalls periodisch hervortritt. Man kann dem wohl entgegenhalten, das Lebensuhrwerk der Pflanzenart ist eben z. B. gerade auf 30 Jahre eingestellt, dann ist die Uhr abgelaufen, die Lebensenergie so weit verbraucht, daß nur noch, gleichsam als gewalt-

sam erzwungene letzte Leistung die Blüte einsetzt, die dann den Tod nach sich zieht. Die Bedenken gegen eine solche Auffassung sind aber folgende: 1. Die Lebensenergie müßte bei verschieden gestalteten Arten dieselbe sein, das Uhrwerk in derselben Zeit ablaufen. Wenn aber z. B. eine Palme wie Corypha im selben Jahr blüht wie die Bambuseen (s. oben), eine Bambusa ebenso wie eine Chusquea oder eventuell Dendrocalamus dieselbe ca. 33jährige Periode innehält, während sie bei anderen Arten derselben Gattung länger oder kürzer ist, so können doch diese Pflanzen kaum auf Grund eines vollkommen gleichen endonomen Mechanismus zur Entwicklungsstufe der Blüte gelangen. 2. Die Lebensuhr kann nicht wohl so unempfindlich gegen alle äußeren Einflüsse sein, daß sehr bedeutende Klimaunterschiede innerhalb mehrerer oder vieler Jahre in verschiedenen Ländern sie nicht in ihrem Gang beeinflussen (Ost-Indien-West-Java, Japan-Europa). Eine derartig stumpfsinnige Autonomie wäre jedenfalls etwas ganz Unerhörtes. Dagegen sprechen auch die auf Seite 522 angeführten Beobachtungen. Die Annahme, daß der biologische Rhythmus durch einen klimatischen oder kosmischen auf bestimmte Jahre einreguliert wird, hat dann Berechtigung, wenn sich zeigen läßt, daß die Jahre der Massenblüte keine beliebigen sind, sondern daß ihnen besondere Eigenheiten, z. B. meteorologischer Art, zukommen.

Betrachten wir den bekanntesten Fall, der bei Bambusa arundinacea vorliegt. Sind die Jahre 1804, 1836 usw. meteorologisch besondere oder nicht? Oder warum hat das Jahr 1918 die Blüte anderer Arten so sehr gefördert, warum nicht ein vorhergehendes oder folgendes? Wenn tatsächlich eine übereinstimmende, im weitesten Sinne meteorologische Periodizität parallel geht, dann haben wir auch die Berechtigung, anzunehmen, daß zwischen beiden zunächst vielleicht einander sehr entfernten Erscheinungen eine Beziehung, sei es auch noch so indirekter Art, vorhanden ist und die Annahme von Seifriz, daß eine streng innegehaltene Periode gegen einen äußeren Faktor spräche, nicht zu Recht besteht. Sicher dürfen wir für die Untersuchung etwaiger Zusammenhänge nur Pflanzen auswählen, welche bestimmte Bedingungen erfüllen: a) Wir können nur langlebige Arten ins Auge fassen, die bestimmte Perioden möglichst streng einhalten. b) Wir können nur Arten heranziehen, für die länger zurückreichende Angaben, möglichst für denselben Standort, existieren. c) Nur Massenblüten auf großen Arealen sind zu registrieren. Vereinzelte Ausnahmen werden als Nach-, Zwischen- oder Vorblüher stets vorkommen.

Meteorologische Erscheinungen mit ca. 30jähriger Periode gibt es nun eine ganze Menge. Für keine derselben sind indes die Beobachtungen, und das ist für uns entscheidend, in solchen Gebieten, in denen die Bambusblüten aufgezeichnet wurden, wenigstens 100 Jahre lang fortgesetzt. Außerdem aber stehen sie unserer Erfahrung nach als sekundäre Erscheinungen alle mit einer Hauptursache in Beziehung, und das ist die Periodizität der Sonnentätigkeit, die seit langem genau studiert ist. In jedem Zeitpunkt wird auf der Sonne eine bestimmte Zahl von Flecken gefunden, welche meßbare Areale bedecken. Diese Verhältnisse ändern sich nun periodisch s. unten, die ausgeglichenen Relativzahlen der Sonnenflecke pro Jahr finden sich z. B. in den von Wolfer nach Wolf und eigenen Beobachtungen zusammengestellten Tafeln in der Meteorol. Zeitschr. Bd. **19**, 1902, insbesondere Seite 197—199, für die Zeit von 1749—1900, zu einer Kurve geordnet in Handbüchern der kosmischen Physik und Meteorologie. In Fig. 1 ist die Kurve für die Zeit von 1800—1920 gezeichnet (ergänzt vom Verf. nach den Einzelangaben Wolfers in der Meteorl. Zeitschr. 1900—1920). In derselben tritt eine ca. 11jährige Periode hervor ($3 \times 11 = 33$!). Nichts scheint auf den ersten Blick leichter zu sein, als die Blüteperioden der langlebigen Bambuseen mit den Perioden der Sonnenflecken zu vergleichen. Trägt man in diese Kurve eine Anzahl von Blütejahren beliebiger Bambuseen ein, so fallen zwar einige mit den Maximas der Sonnenfleckenzahlen zusammen, z. B. treffen von 15 Jahreszahlen, die Seifriz in seiner Arbeit nennt, 9 ziemlich genau auf die Maxima der Kurve [7 fast direkt auf den Gipfel, 1 (1836) etwas davor, 1 (1885) 1 Jahr später], 1 fällt auf ein Minimum (1901), 3 auf einen absteigenden Ast der Kurve, 2 auf einen aufsteigenden. Dieses Verhältnis reicht zwar vielleicht hin, um einen gewissen, wenn auch noch so entfernten Zusammenhang vermuten zu lassen. Zieht man aber andere Einzelzahlen heran, so ist ein Zusammenhang nicht zu erschließen und auch keine gesetzmäßige Phasenverschiebung des biologischen Prozesses gegenüber dem solaren zu erkennen.

In Wirklichkeit ist indes auch kein so einfacher Zusammenhang zu vermuten. Denn einmal ist kaum anzunehmen, daß bestimmte solare Vorgänge auf der ganzen Erde gleichheitliche Veränderungen, z. B. meteorologischer Art, hervorrufen. Außerdem ist schon die Kurve der Sonnenfleckenhäufigkeit keine einfache, z. B. Sinuskurve, sondern eine sehr komplizierte, die sicher auf mehrere rhythmisch veränderte Faktoren zurückgeht. Diese Einzelprozesse aber kennen wir teilweise noch kaum, eine vollständige Analyse der fraglichen Kurve ist vielmehr

ein Problem, das noch der Lösung harrt. Doch kann hier natürlich nicht in eine weitgehende Diskussion auch der genauer bekannten Einzeltatsachen eingetreten werden.

Es möge daher der Hinweis auf folgende Resultate genügen: man hat festgestellt, daß bestimmte meteorologische Kurven solchen der Sonnenfleckenhäufigkeit (insbesondere der „großen" etwa 33jährigen) weitgehend parallel laufen. Es handelt sich dabei:

a) um Kurven einer Anzahl erdmagnetischer Vorgänge, vgl. hierzu J. Hann, „Die Erde als Ganzes", Wien 1896, S. 110ff. Dort sind auch Gründe angegeben, die für eine weitere, große Periode von etwa 60—65 Jahren sprechen. Ferner C. M. Richter, Meteor. Zschr., Bd. **19**, 1902, S. 386ff. und Ellis, Proc. of the royal Soc. **53**, S. 64;

b) um Kurven der Variationen der mittleren Jahrestemperatur, besonders der Tropentemperaturen, vgl. Hann S. 274ff. und Merocki Meteor. Zschr. 27., 1910. Brückner [6]) hat zu dieser Frage ungeheueres Material gesammelt. Das Resultat seiner Untersuchungen führte ihn zu dem Schlusse, daß auf der ganzen Erde eine periodische Variation der Klimate existiert, deren mittlere Periodenlänge $34{,}8 \times 0{,}7$ Jahre beträgt. Die Brücknerschen Temperaturkurven sind jedoch in unserer Darstellung, weil die Schwankungen sich für die ganze Erde nur etwa auf $^1/_2{}^0$ belaufen, nicht weiter berücksichtigt; auf so geringe Temperaturschwankungen kann ein biologischer Rhythmus nicht zurückgeführt werden.

c) Mit Luftdruckkurven ergeben sich ebenfalls gewisse Übereinstimmungen.

d) Regenfallkurven: Sonnenfleckenmaxima fallen nach der Angabe mancher Autoren im allgemeinen zusammen mit erhöhten Niederschlagsmengen, s. insbesondere Brückner [6]), O. Johannsen: Meteor. Zschr. 1905, S. 145, und Meteor. Zschr. 24, 1907, dort weitere Literatur.

Die Variation der Niederschläge (Jahresmittel), für die ganze Erde berechnet, ist zwar größer als die der Temperaturen, aber auch nicht gerade sehr auffallend. Für Einzelgebiete mag das anders sein, doch läßt sich für die Bambuseendistrikte eben nicht beurteilen, ob die Variationen der Regenmengen — wie oben der Temperaturen — ausreichend sind, zur Herbeiführung des Blüteeinsatzes. Es wäre zwar nicht verwunderlich, wenn auch hier die Pflanze einen klimatischen Faktor schärfer anzeigen würde als das Thermometer, wie das schon Göppert (Verhandl. d. Leopold.-Carolin. Akademie der Naturforscher, Breslau und Bonn 7, 2. Abteilg. 1831 in seinen „Beobachtungen über die Blütezeiten der Gewächse im Botan. Garten Breslau") behauptet

hat. Außerdem sprechen manche Beobachtungen von Seifriz (vgl. S. 505) gegen die Bedeutung der Niederschläge für das Blühen. Beziehungen zwischen der sogenannten „großen" Periode der Sonnenflecken und den Niederschlagsmengen bestehen sicher. Im einzelnen wollen wir diese Verhältnisse hier jedoch nicht untersuchen.

e) Um Kurven der Nordlichthäufigkeit. — Einige weitere mit der Sonnentätigkeit korrespondierende Erscheinungen meteorologischer Art sind weniger eingehend untersucht.

Merocki, Meteor. Zschr. 27, 1910 urteilt: „Im allgemeinen ist ein extremer Stand aller meteorologischen Faktoren und Erscheinungen, die mit ihnen zusammenhängen, als ein allgemeinster Ausdruck der Sonnentätigkeit (gemeint ist: bei den Maximas und Minimas der Kurve) gleich für sub- oder außertropische Gebiete aufzufassen."

Die Maxima in der 11jährigen Periode der Sonnenfleckenhäufigkeit fallen in die Jahre 1778,4, 1788,1, 1805,2, 1816,4, 1829,9, 1837,2, 1848,1, 1860,1, 1870,6, 1883,9, 1894,1, 1900,4, 1917,6. Die „kleine" Periode der Sonnenflecken, aus den Relativzahlen abgeleitet, umfaßt nach neueren Angaben eine Zeit von durchschnittlich 11,125 $= 11\,^1/_8$ Jahren. Neuerdings hat Schuster[29]) auf rechnerischem Wege gezeigt, daß sich in den Schwankungen der Fleckenhäufigkeit der erwähnten Periode noch andere von 8,36 und 4,8 Jahren aussprechen. Bemerkenswert ist, daß diese drei Zahlen sämtlich Bruchteile einer größeren Periode von **33** Jahren sind. $^1/_3$ von $33 = 11{,}125$; $^1/_4 = 8{,}344$; $^1/_7 = 4{,}768$; außerdem wird eine Periode von 13 Jahren angenommen. Die Schustersche Arbeit hat nach dem Urteil der Astronomen als die genaueste Analyse der vorliegenden Verhältnisse zu gelten. Ob die kleineren Perioden Schusters alle als reell anzusehen sind, wird weiterer Prüfungen bedürfen. Desgleichen, ob sie mit meteorologischen Perioden irgend etwas zu tun haben. Dasselbe gilt für die Restkurve, die entsteht, wenn man die 11jährige Periode eliminiert. Sie weist nach Schuster Intervalle von 8,25 Jahren auf.

Die große Periode der Sonnenflecken umfaßt nach Schusters Berechnung einen Zeitraum von 33,375 Jahren im Mittel. Es ist merkwürdig, daß sie in den Sonnenfleckenkurven neben der 11jährigen nur schwach, in den meteorologischen Parallelkurven aber sehr stark hervortritt. J. Hann sagt z. B., daß das Klima im ganzen, Regenfall, Temperatur usw., einer Periode von 33—37 Jahren unterliegt, die mit der Sonnenfleckenperiode korrespondiert. Außer Hann hat sich Liznar („Über eine 33jährige Periode der Sonnenflecken", Meteor. Zschr. Bd. **19**, 1902, S. 237ff.) für eine solche große Periode ausgesprochen.

Ferner kam W. J. S. Lockyer (Meteor. Zschr. 1902, S. 59—71) zur Annahme einer Periode von 33—35 Jahren für die Sonnentätigkeit: wenn man die Zeitabstände vom Minimum zum Maximum der Relativzahlenkurve aus den Wolfschen Tafeln als Ordinate und die Zeiten der Jahreszahlen als Abszisse nimmt, erhält man eine Kurve, in der wenigstens zwei Maxima (1843,5 und 1879,0) durch Abstände von 35,5, zwei Minima (1833,9 und 1867,2) durch solche von 33,3 Jahren getrennt sind.

Modifiziert man die Kurve Lockyers in der Weise, daß man den Abstand von Minimum zu Maximum, nicht in den Zeitpunkten des Maximums (wie dies Lockyer willkürlich tat), sondern in den zwischen Minimum und Maximum gelegenen, berechenbaren Zeitpunkten aufträgt, so trägt man den Verhältnissen besser Rechnung. Die so gewonnene Kurve zeigt aber, wenn man sie sowohl gegen 1800 wie gegen 1900 hin über die Angaben Lockyers hinaus weiterführt, ein erstes Minimum ca. 1813 und ein viertes 1892/93. Lockyer hat seine 33—35-Jahr-Periode nur abgeleitet aus dem Mittelstück der Kurve, das die Jahre 1833—1894 umfaßt. Vorher und nachher stimmt die Periodenlänge nicht mit der Ansicht Lockyers überein.

Auf die Wiedergabe der besprochenen Kurve sowie einer Anzahl anderer meteorologischer Art wurde hier verzichtet. Die Zeichnungen stehen indes jederzeit zur Verfügung. Minima-Abstände (nach obiger Methode rektifiziert): ca. 1813 bis 1836 = 23; 1836—1869 = 33; 1869—1892,5 = 23,5; Maxima-Abstände: 1826 bis 1847 = 21; 1847—1882,5 = 35,5. Das Phänomen ist also ein komplizierteres, als Lockyer annahm. Seine graphische Wiedergabe führt keineswegs zu einer einfachen 33-Jahrkurve. Zweifellos liegt ein Faktor zugrunde, der eine säkulare Änderung veranlaßt, aber er tritt eben auch hier nicht rein hervor, sondern wird durch andere überdeckt. Eigentümlich ist, daß eine Addition von zwei sich folgenden Minimal- oder Maximalabständen eine Zahl ergibt, die zwischen 56 und 56,5 schwankt. Vielleicht wechseln die Perioden von ca. 33 und etwa 23 Jahren miteinander ab. Eigentümlich ist diese Beobachtung deswegen, weil manche Forscher (Wolf) eine große Periode zu 55,5 Jahren für die Änderung des Fleckenareals annahmen, andernteils die Blüteperiode gewisser Bambuseen, wie Phyllostachys puberula nicht 2×33, sondern 57—62 Jahre beträgt. Eine Zurückverfolgung der Kurve für die Zeit vor 1800 erscheint wegen der für diese Zeiten nicht genügend gesicherten Relativzahlen kaum rätlich.

Die Frage der „großen" Sonnenfleckenperiode wurde hier etwas eingehender behandelt, weil es kaum glaublich erscheint, daß die etwas mehr als 30 Jahre umfassende biologische Periode nichts mit der solaren zu tun haben sollte. Ein greifbarer Zusammenhang ergibt sich jedoch einstweilen nicht. Tragen wir in die große Sonnenfleckenkurve die Hauptblütezeiten von Bambusa arundinacea in Ostindien (1804—1836—1868/69—1898/99) als der am besten bekannten Bambusee ein, so ergibt sich nur folgendes: das Jahr 1836 fällt ebenso wie 1869 fast genau in ein Minimum der Sonnenfleckenkurve. 1804 dagegen nicht und ebensowenig 1898/99. Dieses teilweise Zusammentreffen ist zwar merkwürdig, kann aber auf die 11jährige Periode zurückgehen, deren Maxima ebenfalls 1836 und 1870 fallen (s. unten).

Die Differenz zwischen den Mitteln der ausgeglichenen Relativzahlen aufeinanderfolgender Jahre ist ebenfalls eine veränderliche Größe, die ihrerseits alle

10—12 Jahre — innerhalb des 19. Jahrhunderts berechnet — zu einem Maximum sich erhebt bzw. zu einem Minimum abfällt. Die von mir für die Zeit von 1800 bis 1900 entworfene, in vorliegender Arbeit nicht wiedergegebene Kurve läßt nun eine Eigentümlichkeit erkennen, die von Interesse ist: die Maxima der Sonnenfleckenkurve fallen von 1800—1860 mit den Differenzmaximas zusammen, von 1870 bis 1900 aber nicht mehr. Irgendein, wie die Kurve zeigt, kontinuierlich wachsender Faktor bringt das Relativzahlenmaximum dazu, sich in die Differenzkurve sozusagen vorzeitig einzulagern. Die kosmischen Ursachen dieses Vorganges liegen nicht zutage. Hier sei nur betont, daß am Ende des Jahrhunderts abnorme Verhältnisse herrschten. Dies drückt sich auch ganz besonders darin aus, daß um 1903 kein großes Sonnenfleckenmaximum wie 1804, 1836, 1870 fiel. Die große 33-Jahrperiode wurde hier von den Sonnenflecken durchbrochen. Bambusa arundinacea durchbrach ihre Blüteperiode nicht. Die Pflanze hielt, an der Westküste Ostindiens wenigstens, an ihrem Rhythmus fest (Blüte 1898/99). Zu Anfang und in der Mitte des Jahrhunderts stoßen wir auf Koinzidenzen in der graphischen Darstellung beider Erscheinungen (vgl. Kurve 1 auf S. 532), am Ende nicht mehr, wohl aber wieder 1918 bei anderen Arten. Wenn Bambusa arund., wie zu erwarten, ca. 1928—1930 im westlichen Ostindien wieder zur Massenblüte übergeht, würde dies wiederum zur Zeit eines Sonnenfleckenmaximums der Fall sein.

Ob die Periode von Regenfall und Temperatur an der Wende des Jahrhunderts einen Wechselpunkt ihrer Kurve aufweist, der mit dem der Bambuseenblüte zusammenfällt, ist mir nicht bekannt, da die Brücknerschen Aufzeichnungen nur bis 1884 reichen.

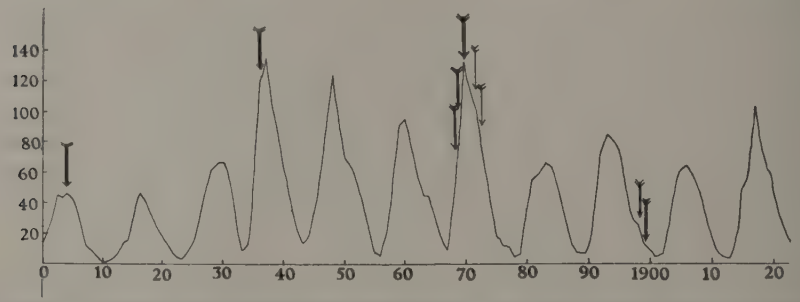
Noch ein Punkt ist zu beachten: wenn es heißt, das Sonnenfleckenmaximum fällt auf 1917,6, für das Blütejahr wird aber 1918 angegeben, so bedeutet dies eine vollkommene Übereinstimmung; denn der Zeitpunkt 1917,6 fällt in das Kalenderjahr 1918.

Für die Kurven auf S. 532 f., welche die Bedeutung der 11jährigen Sonnenfleckenperiode für den Blüteeinsatz illustrieren sollen, sind — wie ich ausdrücklich hervorhebe — nur streng periodisch blühende Arten herangezogen worden, bei denen mehrere Angaben für die gleichen Standorte vorliegen. Daß bei zahlreichen unregelmäßig oder kurzperiodisch blühenden Arten keine Koinzidenzen vorhanden sein können, bedarf kaum einer Erwähnung. Für viele Arten — fast alle außerhalb Ostindiens — ist überdies das Beobachtungsmaterial so dürftig, daß einer Vergleichung die schwersten Bedenken entgegenstehen. Eine deutliche Phasenverschiebung des biologischen Geschehens gegenüber dem solaren, etwa in der Weise, daß die Blüte 1, 2 oder 5 Jahre nach einem Maximum einsetzt, tritt nirgends hervor.

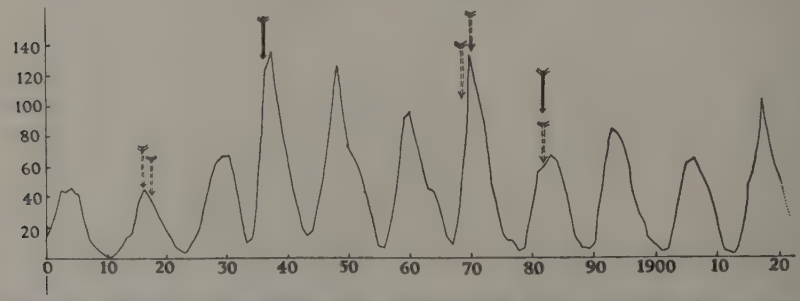
Besteht wirklich ein Zusammenhang zwischen 11jährigen Sonnenfleckenperioden und ca. 30- oder längerjährigen Blüteperioden, so müssen verschiedene Reihen von Blüteperioden nebeneinander vorhanden sein. Denn es ist nicht einzusehen, warum die letzteren alle in einem bestimmten Maximum, z. B. 1804, „angefangen“ haben sollten

(um einen kurzen Ausdruck zu wählen). In anderen Gegenden fiel die Blüte vielleicht auf das nächste Maximum, in wieder anderen auf das übernächste, dann tritt unter Umständen erst wieder Konvergenz ein. Diese von mir zuerst theoretisch aufgestellte Forderung ist bei Bambusa arundinacea, wie die Kurven 1 und 2 für drei verschiedene Standorte zeigen, tatsächlich erfüllt.

Die angewandte, auf Vergleichung der Sonnenfleckenkurven beruhende, indirekte Methode soll die meteorologischen usw. Beobachtungen,



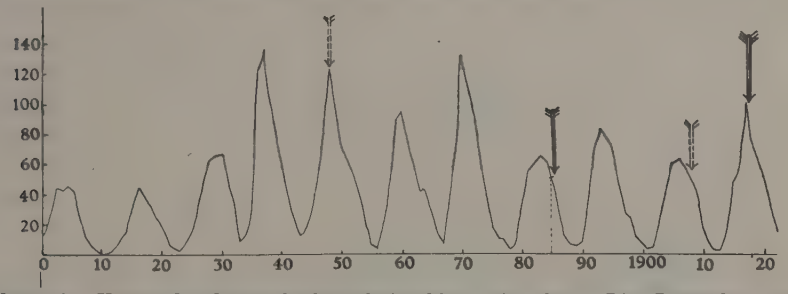
Kurve 1. Kurve der Sonnenfleckenrelativzahlen für 1800—1920 nach Wolf und Wolfer. Auf der Abszisse die Jahreszahlen, auf der Ordinate die Relativzahlen. Die Pfeile bezeichnen die Hauptblütejahre von Bambusa arundinacea in Ostindien, speziell der Westküste.



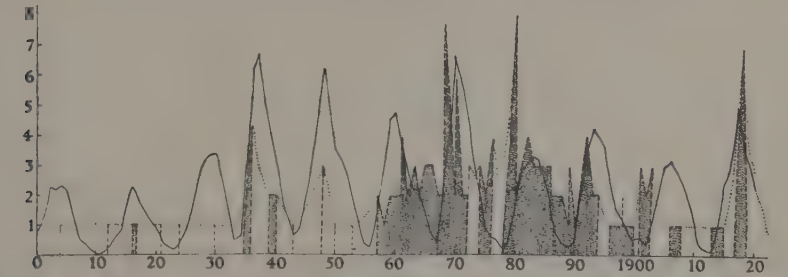
Kurve 2. Kurve der Sonnenfleckenrelativzahlen wie oben. Die gestrichelten Pfeile bezeichnen die Blütejahre von Bambusa arundinacea in Travankore, die ausgezogenen diejenigen von Dehra Dhun.

welche für die in Betracht kommenden Gebiete fehlen, einstweilen ersetzen. Die angegebenen Kurven lassen meines Erachtens die Annahme zu, daß wenigstens die Massenblüten von Bambusa arundinacea, Phyllostachys puberula und Chusquea abietifolia durch einen Außenfaktor zeitlich beeinflußt werden: die Maxima der 11jährigen Periode der Sonnenflecken koinzidieren oft genug mit einer sicher beobachteten Simultanblüte, daß ein gewisser Zusammenhang als wahrscheinlich gelten darf.

Für die Beurteilung der biologischen Perioden vor 1800 reichen die astronomischen Beobachtungen nicht weit genug zurück. Natürlich sollen uns die Vorgänge auf der Sonne nur als Indikatoren dienen für ein anderes Geschehen, direkt stehen sie mit biologischen Prozessen jedenfalls nicht in Zusammenhang. Durch die in den verschiedenen Ländern wechselnden Lokalumstände meteorologischer usw. Art wird das Abhängigkeitsverhältnis — auch wo wirklich ein solches besteht — zweifellos sehr oft gestört und das Bild dadurch verwirrt.



Kurve 3. Kurve der Sonnenfleckenrelativzahlen wie oben. Die Blütejahre von Phyllostachys puberula in Japan durch gestrichelte Pfeile, die von Chusquea abietifolia auf Jamaika durch ausgezogene Pfeile gekenzeichnet.



Kurve 4. Kurve der Sonnenfleckenrelativzahlen wie oben. Die Ordinate gibt hier die Zahl der pro Jahr blühenden Bambuseen an (gestrichelte Kurventeile und Flächen). Die punktierte Hilfslinie dient nur der ungefähren Ergänzung, sie hat keine weitere Bedeutung.

Zusammenfassung des letzten Abschnittes.

Die Massenblüten gewisser Bambuseen in einzelnen Jahren werden wahrscheinlich durch einen Außenfaktor mitbedingt. Die Tatsache, daß eine Anzahl von Sonnenfleckenmaximas mit derartigen Blütejahren zusammenfällt, spricht für einen — wenn auch vielleicht sehr indirekten — Zusammenhang dieser Erscheinungen. Da zahlreiche irdische Vorgänge meteorologischer (klimatischer) Art weitgehend parallel mit der Sonnentätigkeit verlaufen, hat diese Verknüpfung nichts

Unannehmbares. Welcher Art die Zwischenfaktoren, und ob es überhaupt klimatische im engeren Sinn sind, bleibt unermittelt. Die zeitliche Folge der Blüten gewisser Bambuseen ist — wenn schon die Pflanzen offenbar ein gewisses Alter besitzen und vielleicht noch andere innere Bedingungen gegeben sein müssen — nach Obigem keine Erscheinung, die nur im Organismus ihre Ursachen hat. Der biologische Rhythmus hat sich anscheinend dem solaren angeglichen. Selbst angenommen, die Lebenszeit ist eine von Außenfaktoren unabhängige Größe, so muß doch der Blüteeinsatz auf bestimmte Jahre einreguliert werden durch einen Umstand, der letzten Endes auf die periodische Tätigkeit der Sonne zurückgeht. Die für Bambusa arundinacea und in zweiter Linie für Phyllostachys puberula und Chusquea abietifolia gewonnene Vorstellung legt die Vermutung nahe, daß auch bei noch anderen Bambuseen Außenfaktoren den Blüteeinsatz zeitlich bestimmen. Bevor hier zur Analyse geschritten werden kann, ist jedoch die Gewinnung eines umfangreicheren meteorologischen Materials und einer besseren Kenntnis der Blütezeiten an gleichen Standorten erforderlich.

Endlich sei noch auf die Seite 533 zu unterst gezeichnete Figur hingewiesen. Dort ist einesteils die Relativzahlenkurve der Sonnenfleckenhäufigkeit eingetragen (Jahre 1800—1920 als Abszisse, Relativzahlen als Ordinate). Außerdem aber ist soweit möglich eine weitere Kurve gezeichnet, die sich folgendermaßen ergab: Es wurden aus sämtlichen Jahreszahlen der vorliegenden Arbeit, die sich auf Standorte in Asien, Amerika und Europa beziehen — wahllos, ob eine gesicherte Massenblüte oder nicht —, berechnet, wie viele Arten in jedem einzelnen Jahr zwischen 1800 und 1920 blühten. Die Ordinate zeigt die Zahl der blühenden Arten pro Jahr, die Abszisse die Jahreszahlen. Bei diesem ganz summarischen Vorgehen zeigt sich, daß zu Zeiten der Sonnenfleckenmaxima meist mehr Arten geblüht haben als zu anderen. Auch dies dürfte den Zusammenhang beider Erscheinungen erhärten.

Literatur.

1) Arrhenius, S. V., Lehrbuch der kosmischen Physik. Leipzig 1903.
2) Beddome, R. H., Flora silvatica. Madras 1869—1873.
3) Brandis, D., Forest Flora of North-West and Central India. London 1874.
4) Ders., Biological Notes on Indian Bamboos. Indian Forester 1899, **25**, p. 1—25.
5) Ders., Indian Trees. London 1906.
6) Brückner, Ed., Klimaschwankungen seit 1700 usw. Geogr. Abhandl. Wien 1890, Bd. 4, Heft 2.
7) Camus, E. G., Les Bambusées. Monographie, Paris 1913.
8) Ceylon Administration Reports, Departm. of agriculture, 1918, Annexure V.

9) Daveau, J., A propos de la floraison du Phyllostachys aurea. Revue Horticole 1922, **94**, 215. [Nicht im Original eingesehen.]
10) Gamble, J. S., The Bambuseae of British India. Ann. of the Roy. Bot. Garden Calcutta 1896, Vol. VII.
11) Haines, H. H., The Botany of Bihar and Orissa. Part V. London 1924.
12) Hori, S., On the causes of the flowering disease of bamboos. Bull. Imp. Cent. Agr. Exp. Stat. Japan **38**, 1. Tokyo 1911. Ref. Bot. Zentralbl. 1912, **119**, 4—5.
13) Jhering, H. v., Zur Kenntnis der brasilianischen Mäuse und Mäuseplagen. Kosmos, Jahrg. 17, 1885, Bd. II, S. 423—437.
14) Indian Forester: Fast jeder Band dieser Zeitschrift enthält Angaben über blühende Bambuseen, z. B. 1899, **24**, p. 178; 1901, **27**, p. 126; 1902, **28**, p. 233; 1903, **29**, S. 244. Eine große Anzahl von Hinweisen enthält auch der nach 1903 erschienene Registerband.
15) Karsten, G., Ref. in Zeitschr. f. Bot. 1923, S. 561/562.
16) Kawamura, S., On the cause of flowering of bamboo. Bot. Magaz. Tokyo 1911, **25**, 294 ff. Japanisch. Ref. in Zeitschr. f. Pflanzenzüchtg. Fruwirth 1913, **1**, 96; desgl. in Bot. Zentralbl. 1912, **119**, S. 4—5.
17) Kurz, S., Bamboo and its use. Indian Forester 1876, **1**, p. 219 ff. u. 335 ff.
18) Mac Millan, H. F., Flowering of Dendrocalamus giganteus. Ann. of the Roy. Bot. Garden Peradenia 1908, Vol. IV, p. 123.
19) Meteorologische Zeitschrift. In den Bänden 1903—1923 sind zahlreiche Arbeiten enthalten über den Parallelismus von Äußerungen der Sonnentätigkeit und meteorologischen Geschehnissen.
20) Mitford, A. B. T., The bamboo garden. London 1896.
21) Möbius, M., Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897, S. 87.
22) Ders., Welche Umstände fördern und hemmen das Blühen der Pflanzen. Biol. Zentralbl. 1892, **12**, S. 609 ff.
23) Müller, Fr., Bemerkungen zu Hildebrands Abhandlung über die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen. Englers Bot. Jahrb. 1882, **2**, S. 391 bis 394.
24) Munro, A monograph of the Bambuseae, Transact. of the Linnean Soc. London 1870, **26**.
25) Rheede van Draakenstein, Hortus Malabaricus I. 26. Amsterdam 1678.
26) Rivière, A. et C., Les Bambous, Paris 1879.
27) Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie. Jena 1908.
28) Schroeter, C., Der Bambus und seine Bedeutung als Nutzpflanze. Basel 1885.
29) Schuster, A., On the periodicities of sunspots. Philos. Transact. of the Roy. Soc. London, Serie A, Vol. 206, p. 69—100, London 1906.
30) Seifriz, W., Observations on the causes of gregarious flowering in plants. Amer. Journ. of Bot. 1923, Vol. 10, p. 93—112.
31) Wolfer, A., Die Wolfschen Tafeln der Sonnenfleckenhäufigkeit. Meteorol. Zeitschr. 1902, **19**, S. 193 ff.

Gestalt und Gesetz.

Versuch einer geistesgeschichtlichen Grundlegung der morphologischen und physiologischen Forschung.

Von **Wilhelm Troll**, München.

Es ist schwer, kurz zu schreiben . . . denn man kann, in einer völligeren Art zu schreiben, nicht so leicht beim Wort genommen werden. Aber unsere Zeit erfordert die Kürze, sonderlich wegen der Menge der Schriften.

Winckelmann.

Es kann kaum mehr ein Zweifel darüber bestehen, daß die Biologie gegenwärtig an einen bedeutungsvollen Wendepunkt gelangt ist und sich von Aufgaben der Vergangenheit abkehrt, entweder weil dieselben eine vorläufige Lösung erfahren haben, oder aber der gedanklichen Einstellung der Zeit als Probleme nicht mehr wesentlich sind.

Besonders auffallend ist die Umstellung der Forschungsrichtung in der Botanik, auf derem Felde wir ein starkes Umsichgreifen des physiologischen Interesses nicht mehr verkennen können. Zwar ist die Physiologie seit alters ein starker und blühender Zweig am Baume der botanischen Wissenschaft. Sie trat ins Leben mit dem Erscheinen des Werkes von Stephan Hales über die „Statik der Gewächse", worin der Verfasser, ein Theologe, originelle Versuche über die Bewegung der Säfte in den Pflanzen schildert. Das Werk legte den Grund zu der Disziplin der Botanik, die man später mit dem Namen Pflanzenphysiologie belegte und die in einem 200jährigen Leben zu einem stolzen Bau heranwuchs, der neben der Arbeit von Fachleuten wesentliche Bausteine den Forschungen auf dem Gebiete der exakten Wissenschaften, namentlich der Chemie, verdankt, ganz abgesehen davon, daß diese überhaupt ihre Grundpfeiler sind.

Neben der Pflanzenphysiologie entwickelte sich ein anderer bedeutender Zweig botanischer Forschung. Er entstand zunächst aus den Bedürfnissen der Systematik heraus. Wenn diese die mannigfachen Formen der Pflanzenwelt näher kennen zu lernen, voneinander zu unterscheiden und nach ihrer Ähnlichkeit anzuordnen sucht, so ist dazu Voraussetzung die genaue Beschreibung der Gestaltungsverhältnisse und ihre Fixierung in einer wissenschaftlichen Terminologie.

Auch auf diesem Gebiete erhob man sich bald zu grundlegenden Einsichten, die zunächst in Goethes Metamorphosenlehre gipfelten; diese wurde dann der Ausgangspunkt für die idealistische Morphologie, die bis in die Mitte des 19. Jahrhunderts hinein blühte. Erst mit dem Erscheinen von Wilhelm Hofmeisters „Allgemeiner Morphologie" vollzieht sich eine große Wendung. An die Stelle der idealistischen Auffassung setzte er die kausale Morphologie, die nach den Ursachen des von jener aufgezeigten Gestaltenschatzes und Gestaltenwechsels fragt. Mit vollem Rechte betont Goebel[1]) die fundamentale Bedeutung dieser Wandlung, die, wie sich zeigen wird, im Grunde eine Absage an die eigentliche morphologische Betrachtungsweise im Sinne ihres Begründers bedeutete und das Gebiet der Morphologie der physiologischen Fragestellung anheimgab.

Hofmeisters Schaffen gipfelt in zwei Werken, einmal in den „vergleichenden Untersuchungen" über die Gefäßkryptogamen und Koniferen und dann eben in seiner allgemeinen Morphologie. Das erstere steht methodisch und dem Ziele nach auf rein morphologischem Boden, das letztere wurde bereits charakterisiert. Hofmeister ist somit eine Janusgestalt, die nach zwei Richtungen blickt; indem er über die „vergleichenden Untersuchungen" methodisch hinauswächst und sich der kausalen Fragestellung zuwendet, vollzieht sich in seiner persönlichen Entwicklung die Wandlung, die prototypisch für die ganze biologische Wissenschaft werden sollte.

Um diese Wendung in ihrer inneren Bedingtheit zu verstehen, muß man den Blick über das engere Gebiet der Naturforschung hinausrichten und einen Einblick sich verschaffen in die geistesgeschichtlichen Voraussetzungen des 19. Jahrhunderts überhaupt. Dieses steht ganz im Zeichen zweier Namen, in denen in symbolischer Verdichtung und Deutlichkeit zwei gegensätzliche Geisteshaltungen sich gegenübertreten, um die Entwicklung des allgemeinen und wissenschaftlichen Denkens auf lange Zeit hin zu bestimmen: es sind Kant und Goethe. Kant ist es, der einen vollständig neuen Wissenschaftsbegriff, wenn auch nicht geschaffen, so doch erst zur Klarheit des bewußten Gedankens erhob und erkenntniskritisch begründete, einen Wissenschaftsbegriff, der zunehmend zum Begriff der Wissenschaft überhaupt wurde und sich noch in der Gegenwart Gebiete zu erobern trachtet, von denen ihn selbst sein Schöpfer ausschloß. Die moderne Wissenschaft fußt direkt auf Kant, zwar nicht der Problemstellung nach, sondern, was viel

1) Goebel, K., Wilhelm Hofmeister. Leipzig 1924.

wichtiger und mehr ist, nach der Denkmethode. Goethe, der über den großen Dichter hinaus eine der markantesten Gestalten der Geistesgeschichte ist, geht von ganz anderen Voraussetzungen aus; er ist nicht Philosoph im Sinne Kants und hat sein Wissen auch nicht systematisch niedergelegt, er hat es vielmehr in lebensvoller Darstellung gestaltet und auf diese Weise, lebendig-zeugend, fortgepflanzt. Der Mangel einer einheitlichen Darstellung seines Wissenschaftsbegriffes, den wir bei Goethe bemerken, wenn auch keineswegs beklagen, macht es aber mehr als bei Kant notwendig, seine Schriften daraufhin durchzugehen und, was darin nur angedeutet und zerstreut ist, unter einheitlichem Gesichtspunkt zu sammeln. Sagt doch selbst Kant: „daß es gar nichts Ungewöhnliches sei, sowohl im gemeinen Gespräche, als in Schriften, durch die Vergleichung der Gedanken, welche ein Verfasser über seinen Gegenstand äußert, ihn sogar besser zu verstehen, als er sich selbst verstand, indem er seinen Begriff nicht genügsam bestimmte und dadurch bisweilen seiner eigenen Absicht entgegen redete oder auch dachte". Es kommt der Darstellung zugute, daß Kant und Goethe sich auch hierin gegensätzlich verhalten, daß, was der eine vertritt, den Vorstellungen des anderen als Folie dienen kann, von der sich das Eigen- und Einzigartige mit aller nur wünschbaren Deutlichkeit der Konturen abhebt. Aus diesem Gesichtspunkt heraus ist der Titel und ist die innere Form der vorliegenden Abhandlung zu verstehen, in welcher der Leser von der Warte, auf die ihn der erste Abschnitt stellt, stufenweise herabsteigt zu der Auswirkung der darin angelegten Gegensätzlichkeit auf dem Gebiete biologischer Forschung; die Darstellung gleitet gewissermaßen an einem Spiegel vorbei, in dem jedesmal im umgekehrten Bilde erscheint, was sich vor ihm bewegt: jeder Begriff, jede Vorstellung läßt zugleich ihr Gegenteil anklingen.

Am Beginn des Freundschaftsbundes zwischen Goethe und Schiller steht ein denkwürdiges Gespräch, das für Goethe in eine weitreichende Wirkung auslaufen sollte. Er selbst hat es überliefert. Beide Männer kehrten von einer Sitzung der naturforschenden Gesellschaft in Jena heim. Ihre Unterhaltung bewegte sich um die zerstückelte Art, wie man darin die Natur behandelte, und Goethe meinte, es könne noch eine andere Weise geben, „die Natur nicht gesondert und vereinzelt vorzunehmen, sondern sie wirkend und lebendig, aus dem Ganzen in die Teile strebend, darzustellen". Schiller wünschte darüber aufgeklärt zu sein, und da man gerade zu seinem Hause kam,

so lockte Goethe das Gespräch hinein. Da trug er die Metamorphose der Pflanzen lebhaft vor und ließ, nach manchen charakteristischen Federstrichen, eine „symbolische Pflanze“ vor Schillers Augen entstehen. Er wollte diesem damit zeigen, wie das Vorhandensein allgemeiner Maximen, an die sich die Natur in ihrem Schaffen hält, schon unmittelbar aus der Erfahrung hervorgeht. Als er eben geendet, zeigte sich, daß er Schiller nicht überzeugt hatte, denn dieser versetzte, das sei keine Erfahrung, sondern Idee, vom Menschen in die Natur hineingetragen. Wie könnte auch jemals Erfahrung gegeben werden, die einer Idee angemessen sein sollte? Denn darin liege eben das Eigentümliche der letzteren, daß ihr niemals eine Erfahrung kongruieren könne. Diese Antwort traf Goethe sehr hart und er hatte Not, in den Worten: „Das kann mir sehr lieb sein, daß ich Ideen habe, ohne es zu wissen, und sie sogar mit Augen sehe“, seinen Groll zu verbergen.

Dieses Gespräch ist von hoher symbolischer Bedeutung. Denn in ihm berührt sich das Weltbild Goethes mit dem System des Königsberger Philosophen. Die Einwände nämlich, die Schiller dem werdenden Freunde gegenüber erhob, sind ganz im Sinne Kants gesprochen, dessen kritische Philosophie sich Schiller gründlich wie nur wenige Zeitgenossen angeeignet hatte. Die Grundgedanken Kants, die Goethe zuerst von Schiller übermittelt wurden und mit denen er sich in der Folge auseinandersetzte, konnten nun in zweifacher Weise auf ihn einwirken: entweder sie überzeugten ihn und zogen ihn von sich selbst ab, oder aber sie gaben die Reibflächen ab, an denen er sich seiner eigenen ursprünglichen Anschauungen bewußt und darin gefestigt wurde. Es gehört mit zu Goethes wurzelstarker Größe, daß das letztere eintrat.

Als eine Frucht dieser Auseinandersetzung befestigte sich in ihm die Überzeugung, daß es in der geistigen Struktur des Menschen liegende, prinzipiell geschiedene Haltungen der Außen- und Umwelt gegenüber gebe, daß das Problematische zwar in den Gegenständen selbst, mehr aber noch in den Menschen liege. An anderer Stelle spricht er von „Singularisten“ und „Universalisten“. Was ihn von Kant trennt, ist der gleiche Gegensatz, und Goethe fährt fort: „Da nun beide Vorstellungsweisen ursprünglich sind und sich einander ewig gegenüberstehen werden, ohne sich zu vereinigen oder aufzuheben, so hüte man sich vor aller Kontrovers und stelle seine Überzeugung klar und nackt hin.“ Diesen Grundsatz hat er denn auch stets befolgt und sich so sehr aller letzten Endes doch unfruchtbaren Kontroverse hierin enthalten, daß er noch in hohem Alter nach Kants Werken griff, um

gerade aus ihnen seine Anschauungsweise zu rechtfertigen. Nicht beiläufig, sondern aus innerlicher Nötigung hat er jene „Confession" geschrieben, die er unter dem bezeichnenden Titel „Anschauende Urteilskraft" in die Reihe seiner morphologischen Schriften aufgenommen hat, und in der er jene entscheidende Stelle aus Kants Kritik der Urteilskraft zitiert, in welcher der diskursive Verstand seinem imaginierten Gegenbild entgegengestellt wird. „Unser Verstand hat die Eigenschaft, daß er in seinem Erkenntnisse, z. B. der Ursache eines Produkts, vom Analytisch-Allgemeinen (von Begriffen) zum Besonderen (der gegebenen empirischen Anschauung) gehen muß... Nun können wir uns aber auch einen Vorstand denken, der, weil er nicht wie der unsrige diskursiv sondern intuitiv ist, vom Synthetisch-Allgemeinen (der Anschauung eines Ganzen, als eines solchen) zum Besonderen geht, d. i. vom Ganzen zu den Teilen." Indem Goethe aus dieser Äußerung seinen eigenen Standpunkt begründet, stellt er sich bewußt Kant gegenüber und wahrt seiner Anschauungsweise den Charakter einer von jener diskursiven typisch unterschiedenen Geisteshaltung; dieser sind ebenso wie jener anderen eigentümliche kategorielle Denk- und Anschauungsmittel zugeordnet, die nur in ihrem Rahmen Sinn und Bedeutung haben, wie sie auch verschiedene Erkenntnisziele verfolgen, denen wiederum entsprechende Methoden dienen. Das diskursive analytische Vermögen hat in Kant seine klassische und reifste Ausprägung erfahren. Es wäre deshalb leicht verständlich, wenn er das synthetische Vermögen entweder verkannt oder doch nicht gebührend gewürdigt hätte. Ist es doch eine allgemeine Erscheinung, daß extreme Veranlagungen eine Neigung zur Verneinung oder wenigstens zur Verkennung ihres Antipoden zeigen.

„Zum Sehen geboren, zum Schauen bestellt" singt Lynkeus der Türmer, singt Lynkeus-Goethe. „Das Auge war vor allem das Organ, womit ich die Welt faßte", bestätigt Dichtung und Wahrheit. „Wenn ich Worte schreiben will, so stehen mir immer Bilder vor Augen": hierin spricht sich wie in einem Grundwort Goethes urbildlich-morphologische Vorstellungsart aus. Schon der Goethe der ersten Weimarer Jahre schreibt: „Ich halte viel aufs Schauen." Dieses Schauen steigerte und erhob er in langjährigem Ringen zu einem „wissenschaftlichen Anschauen", worin sich all sein Wissen und Erkennen erfüllte. Die Anschauenden, die Goethe über die Wißbegierigen, die Menschen der „neugierigen Unruhe eines klaren Verstandes" setzt, die „verarbeiten, was sie vorfinden", sind höher produktiv, und „das Wissen, indem es

sich selbst steigert, fordert, ohne es zu bemerken, das Anschauen und geht dahin über, und, so sehr sich auch die Wissenden vor der Imagination kreuzigen und segnen, so müssen sie doch, ehe sie sich versehen, die produktive Einbildungskraft zu Hilfe rufen", die Goethe in Anlehnung an Kant auch die „anschauende Urteilskraft" nannte. Kant meint sie mit dem urbildlichen Verstand und schreibt diesem das anschauende, auf Ganzheiten gehende Erkennen zu, das sich im Bild oder der Gestalt erschöpft, während der diskursive Verstand sich in Begriffen als bildfeindlichen Abstraktionen ergeht. Auch hieraus also spricht die Gegensätzlichkeit der beiden Weltanschauungen, die in prototypischer Reinheit einander ewig gegenüberstehen, aber sich auch ewig gegenseitig ergänzen, nicht zuletzt dort, wo sie sich in die Form wissenschaftlichen Erkenntnisstrebens kleiden. Das liegt in Goethes lapidarem Satze: „Meine Farbenlehre ist so alt wie die Welt". Er hätte gleiches von seiner Morphologie sagen können.

Es steckt eine alte Weisheit in der Lehre der jonischen Schule, „welche mit so großer Bedeutsamkeit immer wiederholte, nur von Gleichem werde Gleiches erkannt" (Goethe). Nur soweit die Form der Erkenntnis im Menschen schon vorgebildet und angelegt ist, kann sie sich in ihm vollziehen. Erkenntnis ist Resonanz. Die Erfahrung wirkt in einem gewissen Verstande nur auslösend. Alles Entdecken im höheren Sinne ist „die bedeutende Ausübung eines originalen Wahrheitsgefühles, das im Stillen längst ausgebildet, unversehens mit Blitzesschnelle zu einer fruchtbaren Erkenntnis führt. Es ist eine aus dem Innern am Äußern sich entwickelnde Offenbarung". „Es ist etwas Bekanntes, Gesetzliches im Objekt, welches dem unbekannten Gesetzlichen im Subjekt entspricht" (Goethe). Das ermöglicht es, in der äußeren Welt die „antwortenden Gegenbilder" zu suchen zu dem, was die Natur ins Subjekt gelegt hat, und in diesem Sinne bekennt Goethe: „Mein ganzes inneres Leben erwies sich als eine lebendige Heuristik, welche, eine unbekannte, geahnte Regel anerkennend, solche in der Außenwelt zu finden und in die Außenwelt einzuführen trachtet." „Unbewußt und aus innerem Trieb" hatte er „auf jenes Urbildliche, Typische rastlos gedrungen", das sich ihm in reifen Jahren darstellte.

Goethe steht mit der Überzeugung, daß die Form der Erkenntnis im Subjekt angelegt sei, keineswegs allein, und es genügt, auf Kant hinzuweisen, der das gleiche mit kritischer Schärfe verficht, wenn er den Verstand zum Gesetzgeber der Natur macht; die Kritik

der Erkenntnis läßt nach ihm nichts übrig, als was der Verstand a priori als Gesetz für die Natur vorschreibt auf Grund seiner Kategorien, der allgemeinen Schemata, in die er die Wirklichkeit einfängt und einordnet. Es liegt hierin nicht eine Einengung der Natur, vielmehr eine solche des Subjektes. Die Natur ist Reichtum und Fülle der Dinge und Erscheinungen. Der Mensch kann diese nimmer in ihrer Totalität aufnehmen, geschweige denn bemeistern, nur ein kleiner Ausschnitt ist ihm zugänglich, so viel eben, als sein Erkenntnisvermögen auf Grund der Kategorien ermöglicht. In ihnen hat der Mensch den Schlüssel zur Erschließung der Welt; der aber sperrt nur für eine Türe, die übrigen, die in vielleicht noch viel reichere Zimmer des Palastes der Natur führen, kann er niemals öffnen. Das geschichtliche Bewußtsein, das die gesamten menschlichen Erkenntniswege überschaut, wird diese Ausschließlichkeit abweisen; es bestärkt in der Ansicht, daß die Menschheit zwei der schimmernden Schlüssel verwahrt, von denen der eine in die Hände Goethes, der andere in die Hände Kants gegeben war. Ein jeder hat nach der Anschauung der Weimarer Weisen auf seinem Wege ein Wahres gefunden und dem geistigen Schatze der Menschheit einverleibt. In Goethe hat sich das Ideenvermögen, die Vernunft (nach Kant) ein höchst entwickeltes Organ geschaffen, welches die Wirklichkeit gestaltet, d. h. ihren Formenschatz aufzeigt. Natur — sie ist „das Meer, das flutend strömt gesteigerte Gestalten“ (Goethe) Aus Kant aber spricht der reine Verstand, der die Wirklichkeit in Begriffe verwandelt, sie ordnet und schematisiert und allgemeinen obersten Gesetzen unterwirft. „Ich armer Erdensohn bin zur Göttersprache der anschauenden Vernunft gar nicht organisiert.“ „Natur ist das Dasein der Dinge, insofern es nach allgemeinen Gesetzen bestimmt ist“ (Kant). Es ist mehr als Zufall, daß Kant von der unbelebten Natur, der Physik und Mathematik, ausging, in der Biologie aber an eine unüberwindliche Schranke stieß; Goethe dagegen von der belebten Natur, den Organismen, und, als er nach Analogie der in ihr geltenden Regeln die Physik behandeln wollte, nicht fruchtbar wèrden konnte.

In nichts tritt das Typische des Goetheschen und Kantschen Denkens so klar zutage, als in der Gegenüberstellung dessen, was beide unter dem Begriff der Idee faßten. Dieser Begriff aus Schillers Munde machte Goethe erstmals aufmerksam auf die Kluft, die zwischen seinem und dem Kantschen Erfassen der Natur befestigt ist, und an ihm entwickelten sich auch Goethes philosophische Anlagen, inwie-

fern sie seine Natur enthielt, und klärten sich im Gefolg eines zehnjährigen Umganges mit Schiller — sie klärten sich, aber sie wandelten sich nicht; es blieb ihnen ihre Originalität restlos gewahrt, ja solche ging sogar noch deutlicher und entschiedener aus der Feuerprobe hervor, die der Freundschaftsbund für ihn bedeutete.

Wenn im Bereiche der Naturforschung das Wort Idee als konstitutiver, d. h. Erkenntnis begründender Begriff auftaucht, so bleibt ihm das Schicksal eines Eindringlings nicht erspart, den man ohne Umstände aus dem widerrechtlich betretenen Gebiet verweist. Der Begriff ist aus der Zeit der Naturphilosophie her belastet, und das mag seiner Behandlung wenigstens einen Schein des Rechtes geben. „Allein man würde besser tun, diesem Gedanken mehr nachzugehen und ihn durch neue Bemühungen ins Licht zu stellen, als ihn, unter dem sehr elenden und schädlichen Vorwande der Untunlichkeit, als unnütz beiseite zu stellen." Kant selbst verfuhr nach diesem seinem Grundsatz bei der Behandlung der Lehre Platons und spricht es aus, daß bei diesem erhabensten Denker der Antike den Ideen objektive Realität zukommt, d. h. daß sie nicht nur im Geiste des Menschen leben, sondern auch in der Natur wirken, daß sie aber der sinnlichen Anschauung entzogen sind und bestenfalls aus ihr erschlossen werden können. Dieser Auffassung setzt er die seine entgegen und behauptet: „die transzendentalen Ideen sind niemals von konstitutivem Gebrauche, so daß dadurch Begriffe gewisser Gegenstände gegeben würden. Dagegen haben sie einen vortrefflichen und unentbehrlich-notwendigen regulativen Gebrauch, nämlich den Verstand zu einem gewissen Ziele zu richten". Sie sind für unser theoretisches Erkenntnisvermögen „überschwenglich", dabei aber doch nicht etwa unnütz, sondern geeignet, die besorglichen Anmaßungen des Verstandes zurückzuhalten und ihn selbst in der Betrachtung der Natur nach einem Prinzip der Vollständigkeit zu leiten. Sie haben also eigentlich nur den Verstand und dessen zweckmäßige Anstellung zum Gegenstande und wie dieser das Mannigfaltige im Objekt durch Begriffe vereinigt, so vereinigen die Ideen das Mannigfaltige der Begriffe, indem sie eine gewisse kollektive Einheit zum Ziele der Verstandeshandlungen setzen. Sie sind also Äußerungen der menschlichen Vernunft und haben nichts mit der Außenwelt zu tun, sie sind subjektiv. Objektiv, wirklich und wahr, ist allein die körperliche Wirklichkeit, die Materie als „Aggregat vieler Substanzen". Ihr steht das erkennende Subjekt gegenüber mit der Aufgabe, die Vielheit unter der Einheit der Begriffe zu sammeln und sich auf dieser Grundlage zum Gesetz zu erheben, das die Abfolge

des materiellen Geschehens in Raum und Zeit als notwendige Kette von Ursache und Wirkung erscheinen läßt. Kein anderes Erkenntnisvermögen als der Verstand kann konstitutive Erkenntnisprinzipien an die Hand geben, die Kritik, welche sie insgesamt nach dem Anteile, den jedes der anderen an dem baren Besitz der Erkenntnis aus eigener Wurzel zu haben vorgeben möchte, sichtet, läßt nichts übrig, als was der Verstand vermöge seiner eigentümlichen Organisation, die in den Kategorien vorliegt, als Gesetz der Natur vorschreibt. Er allein fördert die Wahrheit, d. i. die Übereinstimmung der Begriffe, in die wir die erscheinende Wirklichkeit eingefangen haben, mit dem Objekte, während die Ideen „einen bloßen, aber unwiderstehlichen Schein bewirken, dessen Täuschung man kaum durch die schärfste Kritik abhalten kann.

Im Prinzip wird der gesamte Umkreis menschlicher Erfahrung von Kant der ordnenden und systematisierenden Kraft der wissenschaftlichen Theorie unterworfen. Soweit Erfahrung reicht, ist Erkenntnis unbeschränkt. Sie erfährt aber gerade durch den Begriff der Erfahrung eine wesentliche Einschränkung. Erfahrbar ist nur das Sinnlich-Gegebene, und dieses nur, soweit es sich mit Hilfe der Kategorien des Verstandes unter allgemeine Begriffe bringen läßt, die an sich aber noch nicht Erkenntnis bedeuten. Erst indem sie in gesetzmäßig notwendige Verbindung untereinander gebracht werden, begründen sie Erkenntnis. Diese ist das Ziel aller Wissenschaft. Es kann demnach als Wissenschaft nur die Bemeisterung der in der sinnlichen Erfahrung gegebenen Tatsachen durch allgemeine Begriffe und Gesetze gelten. Das schließt einen Verzicht auf jede Erkenntnis des nicht sinnlich Gegebenen ein, unter das auch die Ideen fallen. Wissenschaft ist gleichbedeutend mit Erfahrungswissenschaft. Diese aber gipfelt in der mathematisch-exakten Theorie der Naturforschung. Nur insoweit erkennt Kant ein Wissen als wahre Wissenschaft an, als es sich in mathematische Form bringen läßt. Nur soweit Probleme mathematisch-quantitativ gefaßt werden können, werden sie exakt gelöst. Die höchste Form aller möglichen Wissenschaft ist daher die mathematische Physik.

Als Methode der exakten Naturwissenschaft überhaupt kann also die kausal-mechanische Analyse gelten. In diesem Sinne ist Kant der große theoretische Begründer derselben, der ihr nicht nur das Feld der Tätigkeit abgesteckt, sondern ihr auch die Wege oder, richtiger gesagt, den Weg gewiesen hat, auf dem allein sie in ihm sich bewegen kann. Das Wesen und Ziel der exakten Naturforschung

wurde erstmals von Kant klarstens mit einer kritischen Schärfe erfaßt und verfochten, der nach zwingender Kraft nichts an die Seite gestellt werden kann.

In der Betrachtung lebender Körper aber hat es von jeher nicht an Stimmen gefehlt, welche diese Methode als unzureichend erklärten und sie entweder ablehnten oder ihr doch nur eine dienende Rolle unter einer anderen zugestanden, die dem Gegenstande angemessen sei. Gerade im Widerspruch zu Kant sind diese Stimmen besonders laut geworden; konnte doch gerade den strengen Anhängern Kants gegenüber zur Geltung gebracht werden, daß der Alte vom Königsberge diese Unzulänglichkeit der exakten, kausal-analytischen Methode in der wissenschaftlichen Behandlung der Organismen selbst eingesehen habe und über eine merkwürdig anmutende Zwitterstellung nicht hinausgekommen sei.

In der Tat, man kann füglich behaupten, daß auf jede Äußerung Kants über das Unzureichende der kausal-mechanischen Erklärungsart eine solche folgt, die sie dadurch wieder in ihre beherrschende Stellung erhebt, daß die Unmöglichkeit einer anderen betont wird aus Gründen der spezifischen Organisation des menschlichen Erkenntnisvermögens.

Man kann Kants Verhalten nicht treffender charakterisieren, als wenn man mit Goethe sagt: „Der köstliche Mann verfahre schalkhaft ironisch, indem er bald das Erkenntnisvermögen aufs engste einzuschränken bemüht schien, bald über die Grenzen, die er selbst gezogen hatte, mit einem Seitenblick hinausdeutete.“ „Nachdem er uns genügsam in die Enge getrieben, ja zur Verzweiflung gebracht, entschließt er sich zu den liberalsten Äußerungen“, ohne sich und den Leser bindend festzulegen.

Kant spricht wiederholt die Überzeugung als „unzweifelhaft gewiß“ aus, daß, respektive auf unser Erkenntnisvermögen, der bloße Mechanismus der Natur für die Erzeugung organisierter Wesen keinen Erklärungsgrund abgeben könne. Gesteigert tritt uns diese Überzeugung an einer anderen Stelle der Kritik der Urteilskraft entgegen, wo Kant sagt, es sei „ganz gewiß, daß wir die organisierten Wesen und deren innere Möglichkeit nach bloß mechanischen Prinzipien der Natur nicht einmal zureichend kennen lernen, viel weniger uns erklären können, und zwar so gewiß, daß man dreist sagen kann, es ist für Menschen ungereimt, auch nur einen solchen Anschlag zu fassen, oder zu hoffen, daß noch etwa dereinst ein Newton aufstehen könne, der auch nur die Erzeugung eines Grashalms nach Naturgesetzen, die keine Absicht geordnet

hat, begreiflich machen werde; sondern man muß diese Einsicht dem Menschen schlechterdings absprechen". Zwar kann „das Prinzip einer mechanischen Ableitung zweckmäßiger Naturprodukte neben dem teleologischen bestehen", es kann aber dieses letztere keineswegs entbehrlich machen: „d. i. man kann an einem Dinge, welches wir als Naturzweck beurteilen müssen (einem organisierten Wesen), zwar alle bekannte und noch zu entdeckende Gesetze der mechanischen Erzeugung versuchen und auch hoffen dürfen, damit guten Fortgang zu haben, niemals aber der Berufung auf einen davon ganz unterschiedenen Erzeugungsgrund, nämlich der Kausalität durch Zwecke, für die Möglichkeit eines solchen Produkts überhoben sein, und schlechterdings kann keine menschliche Vernunft die Erzeugung auch nur eines Gräschens aus bloß mechanischen Ursachen zu verstehen hoffen". Es ließen sich noch andere derartige Äußerungen anführen, die obigen mögen als besonders sprechend hier stellvertretend Platz finden. Es ist auf sie besonderes Gewicht zu legen, weil sie zeigen, wie sich der große Theoretiker der exakten Wissenschaften in der Beurteilung der Organismen nach dem Prinzip des Mechanismus der Natur, „ohne das es keine Naturwissenschaft geben kann", vor eine unlösbare Aufgabe gestellt sah.

Die Urteilskraft kann in ihrer Reflexion von zwei Maximen ausgehen, deren eine ihr der bloße Verstand an die Hand gibt und die Kant in den Satz kleidet: „Alle Erzeugung materieller Dinge und ihrer Formen muß als nach bloß mechanischen Gesetzen möglich beurteilt werden." Die zweite Maxime ist der Gegensatz; sie wird durch besondere Erfahrungen an den Organismen veranlaßt, „welche die Vernunft ins Spiel bringen, um nach einem besonderen Prinzip die Beurteilung der körperlichen Natur und ihre Gesetze anzustellen". Sie lautet: „Einige Produkte der materiellen Natur können nicht, als nach bloß mechanischen Gesetzen möglich, beurteilt werden (ihre Beurteilung erfordert ein ganz anderes Gesetz der Kausalität, nämlich das der Endursachen)."

In dieser Form sind beide Grundsätze regulativer Natur, d. h. Richtlinien für die Nachforschung, sie gehören somit der reflektierenden Urteilskraft an. Der Widerspruch in ihnen ist also nur scheinbar. „Denn wenn ich sage: ich muß alle Ereignisse in der materiellen Natur, mithin auch alle Formen, als Produkte derselben, ihrer Möglichkeit nach, nach bloß mechanischen Gesetzen beurteilen, so sage ich damit nicht: sie sind darnach allein (ausschließungsweise von jeder

anderen Art Kausalität) möglich: sondern das will nur anzeigen, ich soll jederzeit über dieselbe nach dem Prinzip des bloßen Mechanismus der Natur reflektieren und mithin diesem, soweit ich kann, nachforschen, weil, ohne ihn zum Grunde der Naturforschung zu legen, es gar keine eigentliche Naturerkenntnis geben kann."

Wenn man diese regulativen Grundsätze nun in konstitutive, der Möglichkeit der Objekte selbst, verwandelte, so würden sie lauten:

„Satz: Alle Erzeugung materieller Dinge ist nach bloß mechanischen Gesetzen möglich.

Gegensatz: Einige Erzeugung derselben ist nach bloß mechanischen Gesetzen nicht möglich."

Der Unterschied liegt auf der Hand. In dieser Form sprechen die Sätze ein Wesensverhältnis der Objekte selbst aus. Ihr Gegensatz wird auf einen in den Objekten gelegenen Unterschied zurückgeführt. In dieser letzteren Qualität würden sie einander widersprechen, mithin einer von beiden notwendig falsch sein. Es liegt eine Antinomie vor, die in einem Widerstreit in der Gesetzgebung der Vernunft wurzelt. Diese aber kann weder den einen noch den anderen dieser Grundsätze beweisen.

Kant findet die Auflösung dieser Antinomie in der Unterscheidung der reflektierenden und bestimmenden Urteilskraft. Im ersteren Falle ist der Begriff einer Kausalität nach Endursachen eine bloße Idee, eine Maxime, „der man keineswegs Realität zuzugestehen unternimmt, sondern sie nur zum Leitfaden der Reflexion braucht, die dabei für alle mechanische Erklärungsgründe immer offen bleibt, und sich nicht aus der Sinnenwelt verliert". Im zweiten Falle dagegen wäre er ein objektives Prinzip, dem nicht nur „Als-ob"-Wert, sondern volle Realität zukäme. „Aller Anschein einer Antinomie zwischen den Maximen der eigentlich physischen (mechanischen) und der teleologischen (technischen) Erklärungsart beruht also darauf: daß man einen Grundsatz der reflektierenden Urteilskraft mit dem der bestimmenden verwechselt." Auf dieser Grundlage ist es Kant möglich, das Gebiet der Biologie dem der exakten Wissenschaften anzugliedern, in dem allein das Prinzip des Mechanismus der Natur gilt. Diese Auflösung kann als solche aber nur vom Standpunkt der exakten Wissenschaft betrachtet werden. Denn sie gründet sich auf die Eliminierung der spezifisch biologischen Qualitäten, die dem unbefangenen Blick ebenso unzweifelhaft gewiß sind als dem forschenden Verstande die Unmöglichkeit, sie nach dem Prinzip des Mechanismus zu erklären. An sich ist diese Lösung der Antinomie nur eine scheinbare. Indem wir nach

ihrer objektiven, in den Gegenständen gelegenen — nicht nur subjektiven, d. h. auf der menschlichen Verstandesorganisation beruhenden — Begründung fragen, werden wir auf die Betrachtung der Eigenart des Lebensgeschehens geführt. Die subjektive Beschränktheit unseres Erkenntnisvermögens kommt uns erst an der grundsätzlichen Andersartigkeit des Lebensgeschehens gegenüber den physikalischen Vorgängen zum Bewußtsein.

Worin besteht nun diese Andersartigkeit, und wie sucht sie Kant, an dem wir uns zunächst orientieren wollen, zu charakterisieren?

Während im Bereiche anorganischen Geschehens die Dinge ihrem Dasein und ihrer Form nach aus den allgemeinen Naturgesetzen restlos erklärbar sind, ist dies bei den Organismen nicht durchführbar, die Teile sind hier nur durch ihre Beziehung auf das Ganze möglich, so zwar, daß sie sich dadurch zur Einheit eines Ganzen verbinden, daß sie voneinander wechselseitig Ursache und Wirkung ihrer Form sind und so „ein Ganzes an eigener Kausalität hervorbringen, dessen Begriff wiederum umgekehrt Ursache von demselben nach einem Prinzip, folglich die Verknüpfung der wirkenden Ursachen zugleich als Wirkung durch Endursachen beurteilt werden könnte". Dabei definiert sich der Begriff der wirkenden Ursachen (nexus effectivus) als Kausalverbindung, welche bloß durch den Verstand gedacht wird, die Dinge selbst, welche als Wirkungen andere als Ursache voraussetzen, können hiernach von diesen nicht zugleich Ursache sein. Dagegen kann auch eine Kausalverbindung nach einem Vernunftbegriffe (von Zwecken) gedacht werden, in der das Ding, welches einmal als Wirkung bezeichnet ist, dennoch aufwärts den Namen einer Ursache desjenigen Dinges verdient, wovon es die Wirkung ist. Und diese Kausalverknüpfung nennt Kant die der Endursachen (nexus finalis). „Man könnte die erste vielleicht schicklicher die Verknüpfung der realen, die zweite der idealen Ursachen nennen." In dieser Unterscheidung tritt das Wesentliche noch deutlicher hervor. Denn nur die erstere Art von Kausalität kann im Bereiche exakter Forschung Berücksichtigung finden, weil sie allein ausschließlich auf sinnlicher Erfahrung fußt und es nur mit dem Sinnlich-Realen zu tun hat.

Nach dem Prinzip der wirkenden oder realen Ursachenverknüpfung beurteilt, muß die Form der Organismen, als Verbindung der Teile derselben zu einem Ganzen, als zufällig erscheinen. Die Form eines Kristalles ist das nicht. Sie läßt sich restlos aus den Kräften der ihn bildenden Materie herleiten, sie ist notwendig auf diese zurückzuführen. Zudem läßt die Verbindung der Teile in ihm nicht die wechselseitige

Abhängigkeit voneinander erkennen, die die organische Form auszeichnet. „Wenn man z. B. den Bau eines Vogels, die Höhlung in seinen Knochen, die Lage seiner Flügel zur Bewegung und des Schwanzes zum Steuern usw. anführt, so sagt man, daß dies alles nach dem bloßen nexus effectivus in der Natur, ohne noch eine besondere Kausalität, nämlich die der Zwecke (nexus finalis) zu Hilfe zu nehmen, im höchsten Grade zufällig sei, d. i. daß sich die Natur, als bloßer Mechanismus betrachtet, auf tausendfache Art habe anders bilden können, ohne gerade auf die Einheit nach einem solchen Prinzip zu stoßen." Der Naturmechanismus ist blind, wie Kant sich vortrefflich ausdrückt, das will so viel sagen, daß er Schritt vor Schritt setzt, ohne einen leitenden Plan zu verfolgen, erfolgt nur seinem eigenen Gesetz, das ihn in starrer Richtung vorwärts drängt. Das Ganze der Natur ist unter diesem Gesichtspunkt die Wirkung der konkurrierenden, bewegenden Kräfte der Teile; in dieser Konkurrenz entscheidet lediglich die Quantität der Leistung, sie untersteht keiner sinnvollen Leitung. Ein geordnetes Ganzes, dessen Teile in sinngemäßer Weise aufeinander bezogen und abgestimmt sind, kann aus ihr nicht hervorgehen. Ein solches liegt aber zweifellos im Organismus vor und deshalb kann er seine Entstehung und Erhaltung nimmer allein dem blinden Mechanismus der Kräfte der Materie verdanken. Die Vorgänge in der lebenden Pflanze unterstehen der Einheit des ganzen Organismus, die Verwesungsprozesse, die mit ihrem Tode beginnen, dem blinden Naturmechanismus. Er führt unweigerlich zur Auflösung der organischen Ganzheit und kann sie deshalb nicht aufbauen und erhalten. Wenn wir als Definition des Lebens lesen, es sei die Summe der Veränderungen, denen der Organismus unterworfen ist, so ist dem entgegenzuhalten; nicht diese Veränderungen machen in ihrer Summe das Leben aus, sondern die wunderbare Erscheinung, daß trotz der stetigen, tiefgreifenden Veränderungen ein Ganzes erhalten bleibt.

Der Begriff der Teleologie, den Kant in der Theorie des Organischen zur Anwendung bringt, ist komplexer Natur, er erschöpft sich keineswegs in dem der Zweckmäßigkeit, die wir heute ausschließlich darunter verstehen. Diese ist vielmehr nur die besondere Form eines allgemeineren Beziehungsverhältnisses, das man das der Ganzheit nennen kann. Schon bei Kant finden sich direkte Hinweise darauf; er sagt, wenn die Teile eines Organismus wechselseitig Ursache und Wirkung sind, so sollen sie „sich dadurch zur Einheit des Ganzen verbinden". „Die Teile sind ihrem Dasein und der Form nach nur durch die Beziehung auf das Ganze möglich." Letzten Endes läuft die Frage darauf hinaus: ob der Or-

ganismus eine Summe von stofflichen Einheiten ist, die durch die allgemeinen Naturgesetze geordnet werden, oder aber Züge aufweist, die aus der Materie und ihren Gesetzen, aus denen er sich auferbaut, nicht ableitbar sind und die auf ein Prinzip hinweisen, das die Materie als Substrat, als Unterlage „benutzt", um in ihr Gestalt zu werden.

Diese Frage ist das Zentralproblem aller Biologie und bedeutsam weit darüber hinaus. Sie taucht denn auch stets von neuem auf und fordert mit Entschiedenheit, daß sich der Lebensforscher mit ihr auseinandersetze.

Die Kantsche Auffassung der Idee ist damit in wesentlichen Zügen dargelegt, und es erübrigt noch, ihr die Goethische an die Seite zu stellen. Auch bei Goethe spielt die „Frage: ob man eine gewisse Einheit, an der die Mannigfaltigkeit sichtbar ist, aus schon vorhandenem Mannigfaltigen, Zusammengesetzten erklären oder aus einer produktiven Einheit entwickelt ansehen und annehemen solle", eine große Rolle. Er entschied sich, oder besser: es entschied ihn, für die produktive Einheit, wie ja auch Kant gezwungen war, sie im Organischen gelten zu lassen. Der Unterschied ist nur, daß Kant sie aus dem Gebiet der Erkenntnis verweist, während Goethe diese Einheit zu erfassen sucht. Es wirkt dem Verständnis entgegen, daß Goethe ihr verschiedene Namen gab, nach Zeit und Umständen wechselnd: er spricht von der Idee, dem Urbild, dem Urphänomen und meint darunter stets dasselbe. Besonders häufig kehrt der Ausdruck Typus wieder. Dieses Wort bezeichnete ursprünglich nichts anderes als einen Schlag, später aber auch etwas durch einen Schlag Bewirktes, wie eine durch den Stempel geformte Münze oder ein von seiner Gußform befreites plastisches Bilderwerk. Im Laufe der Zeit ist auch dieser Sinn einer Ausprägung noch beträchtlich erweitert worden, und zwar nach zwei so stark voneinander abweichenden Richtungen hin, daß sich zwei einander geradezu gegensätzlich gegenüberstehende Bedeutungen herausgebildet haben. Indem einerseits die Vollkommenheit der Ausprägung besonders ins Auge gefaßt worden ist und andererseits die durch wiederholte Benutzung desselben Stempels entstehende Gleichartigkeit, ist es dazu gekommen, daß man unter einem Typus sowohl das für eine ganze Gruppe Bedeutsame, Vorbildliche, wie auch das ihr Gemeinsame, für sie Charakteristische versteht. In jeder der beiden Bedeutungen wird das Wort von Goethe gebraucht, sie spiegeln klar wieder, wie er auf den Typusbegriff geführt wurde: So „entfernt die Gestalt der organischen Geschöpfe voneinander ist, so finden wir doch, daß sie gewisse Eigenschaften miteinander gemein haben, gewisse

Teile miteinander verglichen werden können. Recht gebraucht, ist dies der Faden, woran wir uns durch das Labyrinth der lebendigen Gestalten durchhelfen." Goethes Verfahren ist synthetisch. Wenn man in der exakten Wissenschaft von einer exakten Analyse spricht, so setzt dieser Goethe das Verfahren der „exakten sinnlichen Phantasie" entgegen, die aus einer Vielheit der Phänomene das in allen enthaltene „Bildungsgesetz" abstrahiert; die Vielheit zeigt seinem „geistigen Auge" „innerlich eine virtuelle Gleichheit", den Typus, die reine Gestalt oder auch die Idee.

Für Goethe hat das Wort Idee seinen ursprünglichen Sinn als ἰδέα bewahrt, was von ἰδεῖν sich ableitet und auf Schaubild wiedergegeben werden kann. Wenn er von Idee spricht, so hat man das anschaulich. als geistiges Bild zu verstehen, das aber zugleich dynamische Qualitäten hat: Idee ist das „Innere, nicht etwa Abstrakte, sondern Urlebendige, von innen heraus Bildende". Er sieht in ihr ein Element, das im Objekt unmittelbar gegenwärtig ist, ein durchaus Objektives, seine eigentliche Form, die über alle Zufälligkeit der Erscheinung hinweg sein Wesen ausmacht, das der erkennende Mensch in ihr sichtbar machen kann, freilich nur den „Geistesaugen", die mit „den Augen des Leibes in stetigem lebendigem Bund zu wirken haben, weil man sonst in Gefahr gerät, zu sehen und doch vorbeizusehen".

Es mag als übertriebene Begriffsklitterung erscheinen, zwischen Bedingung und Ursache zu unterscheiden und beide Begriffe in einen gewissen Gegensatz zueinander zu bringen. Und doch belehrt genauere Überlegung eines Besseren. Ursache ist stets eine bestimmte Veränderung, der sich eine andere, zu erklärende eindeutig zuordnen läßt. In Wirklichkeit ist an jedem Geschehen ein Komplex von Veränderungen, schließlich die Totalität alles anderen Geschehens beteiligt. Es hebt sich daraus aber meist ein Vorgang besonders markant heraus, der dann als der eigentlich bewirkende erscheint und als die Ursache der folgenden Veränderung bezeichnet wird. Diese Vielheit der Ursachen hat man zusammenfassend Bedingung genannt zum Unterschied von der in der Einzahl wirkenden Ursache. Ein wesentlicher Unterschied besteht aber in diesem Falle nicht zwischen den beiden Begriffen. Dieser wird vielmehr aus dem Gebrauche deutlich, den Goethe von ihnen macht. In dem grundlegenden Aufsatz „Erfahrung und Wissenschaft", welcher der gedanklichen Auseinandersetzung mit Schiller entstammt, heißt es mit Goethescher Feinfühligkeit im Wortgebrauch:

„hier wird nicht nach Ursachen gefragt, sondern nach Bedingungen, unter welchen die Phänomene erscheinen". Der Begriff der Ursache ist somit scharf von dem der Bedingung abgelöst. Der tiefere Sinn dieser Unterscheidung erhellt aus Goethes „morphologischer" Vorstellungsart, die in den Ideen wirkende Zentren sieht, die nicht entstanden und unzerstörbar, als „produktive Einheiten", das stoffliche Geschehen meistern.

Der Wert und die Ursprünglichkeit solcher ideeller Einheiten kommt auch dem Begriff an Persönlichkeit zu, wie Goethe und die größten seiner Zeitgenossen ihn verstanden und wie er in seiner Erhabenheit und schöpferischen Kraft grell von den sensualistischen Konglomeraten der Assoziationspsychologie absticht. „Jede Individualität ist eine in der Erscheinung wurzelnde Idee", sagt W. v. Humboldt, und aus einigen leuchtet diese so strahlend hervor, „daß sie die Form des Individuums nur angenommen zu haben scheint, um in ihr selbst sich zu offenbaren. Wenn man das menschliche Wirken entwickelt, so bleibt, nach Abzug aller, dasselbe bestimmenden Ursachen, etwas Ursprüngliches in ihm zurück, das, anstatt von jenen Einflüssen erstickt zu werden, vielmehr sie umgestaltet, und in demselben Element liegt ein unaufhörlich tätiges Bestreben, seiner inneren, eigentümlichen Natur äußeres Dasein zu verschaffen". Diese Worte könnten ebensowohl von Goethe geschrieben sein, klar wird in ihnen das Ursprüngliche von den äußeren Ursachen geschieden, die lediglich die zufällige Form der Erscheinung bestimmen, dem Menschen eine „hohe und gleichsam schöpferisch-unabhängige Kraft" zugesprochen und den „Tiefen der menschlichen Natur eine Entwicklung aus sich selbst" und eine „produktive Kraft" zuerkannt (Goethe).

Wir vernehmen hier die Auswirkung des Grundmotivs, das in variierter Form in Goethes biologischem Schaffen wieder auftritt. Auch hier steht der atomistisch und mechanisch von außen aufbauenden Betrachtungsweise die dynamische und sich organisch aus dem Innern entwickelnde gegenüber. „Der Hauptbegriff, welcher, wie mich dünkt, bei jeder Betrachtung eines lebendigen Wesens zugrunde liegen muß, ist, daß . . . . nichts Mechanisches gleichsam von außen gebauet und hervorgebracht werde." Ein lebendes Wesen ist Individualität im eigentlichen Wortsinne, unteilbar letzte Einheit. Wenn man sein Werden entwickelt, so bleibt nach Abzug aller dasselbe bestimmenden Ursachen etwas Ursprüngliches in ihm zurück, das anstatt von jenen Einflüssen erstickt zu werden, vielmehr sie umgestaltet und sie spezifisch auswertet. Dieses Ursprüngliche ist nicht „gemacht", nicht

aus Elementen planlos zusammengesetzt, keine „Komposition", ein Wort, das Goethe für biologische Zwecke „zu mechanisch" ist, zu wenig das Werdend-Produktive ausdrückt; es ist „organisiert", d. h. ein Ganzes, das aus sich heraus seine Teile sinnvoll entwickelt.

Ein Organismus behauptet dem kausalen Geschehen gegenüber eine gewisse Selbständigkeit und „benutzt" es mehr, als er in ihm aufgeht. Die Bedingungen, von denen er abhängig ist, wirken auf ihn ein. Die Ursache bewirkt einen Vorgang. Jene modifizieren ein Ursprüngliches, diese dagegen erzeugt im Rahmen der allgemeinen Naturgesetze etwas Neues, es tritt erst als Folge ihrer Wirkung auf den Plan. Die Bedingungen können nicht über das Fortbestehen an sich entscheiden, sie können es nur beeinflussen, während der Ausfall der Ursache das Ausbleiben des erwarteten Vorganges zur Folge hat. Der Individualität, als ideell bedingter Erscheinung, ist eine gewisse Unabhängigkeit gewahrt, sie wirkt mehr nach außen, als sie von außen bestimmt wird, sie ist nicht passiv bewirkt, sondern aktive schöpferische Einheit.

Immer wieder bricht diese als fundamentale Wahrheit empfundene Überzeugung bei Goethe durch, mit der für ihn die geistige Persönlichkeit des Menschen steht und fällt und ebenso alle organische Bildung in der Natur. Freilich erkennt er die kausale Betrachtungsweise an; die „nächsten Ursachen sind greiflich, und eben deshalb am begreiflichsten". Aber sie langen nicht an das heran, „was von höherer Art ist". Will man sie dennoch darauf übertragen, so verkennt man eben seine höhere Natur, und deshalb ist „lebhafte Frage nach der Ursache von großer, nicht zu entwickelnder Schädlichkeit". „Die entschiedene Gestalt ist gleichsam der innere Kern, welcher durch die Determination des äußeren Elementes sich verschieden bildet . . . . . weil das äußere Element die äußere Gestalt eher nach sich, als die innere umbilden kann. Wir können dies am besten bei den Robbenarten sehen, deren Äußeres so viel von der Fischgestalt annimmt, wenn ihr Skelett uns noch das vollkommene vierfüßige Tier darstellt." Die Frage ist immer: „Was wirkt ein allgemeines Element unter seinen verschiedenen Bestimmungen auf eben diese allgemeine Gestalt? Was wirkt die determinierte und derterminierende Gestalt diesen Elementen entgegen?" Überall ist es ein „doppeltes Gesetz", das die Organismen bildet und das Goethe auch im Pflanzenreich bestätigt findet, nämlich „das Gesetz der inneren Natur, wodurch die Pflanzen konstituiert werden", und das „Gesetz der äußeren Umstände, wodurch die Pflanzen modifiziert werden", das die Bedingungen des Erscheinens der

inneren Natur vorschreibt; diese unterwirft sich ihnen, ohne ihren eigentümlichen Charakter zu opfern.

Vom kausal-mechanischen Standpunkt aus müssen solche Anschauungen als durchaus unbefriedigend empfunden werden, und man wird nicht um das vieldeutige Wort „mystisch" verlegen sein, um sie aus dem Vorstellungskreis des physikalischen Weltbildes auszuweisen, das Klarheit fordert, allerdings in dem bestimmten Sinne kausal durchschaubarer Zusammenhänge. Was Goethe Idee oder Gestalt nennt, und worin er ein unteilbares Ganzes sieht, vor dem sich ein Erkenntnisstreben bescheidet, das ist für die kausale Forschung Aufgabe, nicht ursprünglich-beständig, sondern geworden nach den gleichen Prinzipien, aus denen sich alle Wirklichkeit herleitet. Sie kennt nicht die Goethesche Bescheidung vor dem Urphänomen, sondern unterwirft alles ihrer Analyse, um es aus seinen Elementen nach dem Schema der Kausalität wieder zu erbauen.

Es wurde im vorausgehenden bei der Behandlung des allgemeinen Gegensatzes von kausaler und urbildlich-morphologischer Anschauungsweise schon vielfach Bezug genommen auf die biologischen Probleme, die darein verwoben sind. Es war das deshalb ganz unvermeidlich, weil sich derselbe nicht zuletzt auf biologischem Gebiete ausgetragen hat.

Die einzelnen Disziplinen der Biologie und besonders auch der Botanik lassen sich letzten Endes in die zwei Richtungen zusammenfassen, deren Geschichte die Einleitung schon ganz kurz skizzierte: in Morphologie und Physiologie. Die Trennung dieser beiden Disziplinen wird vielfach nur als vorläufig bestehend angesehen, und man gibt der Zukunft anheim, daß sie diese Schranken, die nur mangelhafte Einsicht in den Gang des Naturgeschehens aufrechterhält, beseitigt. So sagt Goebel[1]): „Die Trennung der einzelnen Disziplinen der Botanik voneinander ist nicht eine in der Natur der Sache gelegene, sondern nur ein vorläufiges Hilfsmittel, um uns in der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen zunächst zu orientieren. Die Schranken zwischen diesen Disziplinen müssen also bei weiterem Fortschritt naturgemäß fallen." Er faßt diese Ansicht dann in das bündige Wort: „Morphologisch ist das, was sich physiologisch noch nicht verstehen läßt."

Prüfen wir diese Behauptung auf ihre Berechtigung hin und sehen zu, ob tatsächlich besagte Trennung nur vorläufig zu Recht besteht oder

1) Goebel, K., Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. Biol. Centralbl. Bd. XXV, 1905.

aber im Wesen der beiden Richtungen, ihren Erkenntniszielen und Erkenntnismethoden begründet ist! Hier münden unsere allgemeinen Betrachtungen in die engere Frage nach dem Verhältnis von Morphologie und Physiologie ein, indem sie das Kriterium für diese Unterscheidung abgeben. Die Frage ist also: Lassen sich die beiden Disziplinen zurückführen auf den typischen Gegensatz, der das Weltbild Kants von demjenigen Goethes scheidet? Wenn dies zutrifft, so sind sie prinzipiell geschieden, und es ist dann ihre Abtrennung voneinander nicht nur ein vorläufiges Hilfsmittel, sondern in beider verschiedenem Wesen gelegen.

Wie so häufig, so hat auch der Inhalt des Begriffes Morphologie im Laufe seiner Geschichte eine nicht unbeträchtliche Wandlung durchgemacht. Geschaffen wurde er von Goethe in seiner Abhandlung „Bildung und Umbildung organischer Naturen", die er in den Heften zur Morphologie veröffentlichte. Es heißt dort: „Es hat sich in dem wissenschaftlichen Menschen zu allen Zeiten ein Trieb hervorgetan, die lebendigen Bildungen als solche zu erkennen, ihre äußeren sichtbaren, greiflichen Teile im Zusammenhang zu erfassen, sie als Andeutungen des Inneren aufzunehmen und so das Ganze in der Anschauung gewissermaßen zu beherrschen." „Man findet daher in dem Gange die Kunst, des Wissens und der Wissenschaft mehrere Versuche, eine Lehre zu gründen und auszubilden, welche wir die Morphologie nennen möchten." „Die Morphologie soll die Lehre von der Gestalt, der Bildung und Umbildung der organischen Körper enthalten." „Der Deutsche hat für den Komplex des Daseins eines wirklichen Wesens das Wort Gestalt. Er abstrahiert bei diesem Ausdruck von dem Beweglichen, er nimmt an, daß ein Zusammengehöriges festgestellt, abgeschlossen und in seinem Charakter fixiert sei."

„Indem wir in der Morphologie eine neue Wissenschaft aufzustellen gedenken, zwar nicht dem Gegenstand nach, denn derselbe ist bekannt, sondern der Ansicht und der Methode nach, welche sowohl der Lehre selbst eine eigene Gestalt geben muß, als ihr auch gegen andere Wissenschaften ihren Platz anzuweisen hat" — mit diesen Worten gibt Goethe der neuen Wissenschaft nicht nur den Namen, sondern leitet auch ihre theoretische und methodische Begründung ein.

Mit feinem Blick für die Möglichkeiten der morphologischen Betrachtungsweise hat es Goethe schon ausgesprochen, daß sie nur „darstellen und nicht erklären" will. Man könnte „darstellen" im Sinne von „beschreiben" nehmen und so die Morphologie den beschreibenden Wissenschaften zuteilen, wie sie besonders am Beginne jeder wissen-

schaftlichen Entwicklung als primitivere Betätigungen des wissenschaftlichen Triebes im Menschen stehen. Das wäre aber durchaus falsch. Es ist wohl zu unterscheiden zwischen den Begriffen: beschreiben, darstellen, erklären, wenigstens bei sinngemäßem Sprachgebrauch. In der Beschreibung wird ein Gegenstand in Begriffen festgehalten, sie ist die geordnete Aufzählung der charakteristischen Merkmale desselben, welche ausreicht, um den Gegenstand klar vorstellen und von anderen unterscheiden zu können. Die Darstellung ist die Veranschaulichung von Gegenständen, so daß diese eine Deutung erfahren, d. h. auf andere bezogen werden und daraus Sinn empfangen. Erklärung endlich ist die Darlegung der Ursache eines Geschehens, die Einordnung einer besonderen Tatsache in einen ursächlichen Zusammenhang, die Zurückführung derselben auf ein allgemeines, schon bekanntes Geschehen, auf ein Gesetz, als dessen Spezialfall sie erscheint. Erklärt ist etwas, wenn es als Folge eines Grundes dargetan ist, der uns das Auftreten einer Tatsache begreiflich macht. Begriffen als Folge der Erklärung ist etwas, wenn es in einem logisch-kausalen Zusammenhang mit anderem gebracht und so der Gesetzlichkeit des Verstandes unterworfen ist. Das Erklären fußt also auf dem Prinzip der Kausalität, das Goethe, wenn er es auch nicht ganz ausschaltete, so doch zurückstellen mußte. Sein Begriff des Urphänomens läßt keinerlei kausale Annahmen zu, man müßte es denn mechanisch mißverstehen, was allerdings nur allzuhäufig geschieht. Die von ihm begründete Morphologie steht dem Kausalprinzip ferne, sie fußt ganz auf der Darstellung. Und das gilt für alle Morphologie, wenn man darunter im Sinne ihres Begründers die Wissenschaft versteht, welche „die äußeren sichtbaren, greiflichen Teile" der Organismen „im Zusammenhang zu erfassen" oder, wie Goethe auch sagt, auseinander zu entwickeln sich zum Ziele setzt.

Das methodische Mittel, das diesem Ziele gerecht wird, ist der Vergleich. Schon die bloße Anschauung lehrt, daß sich die Organismen in Gruppen vereinigen lassen von solchen, die einander so ähnlich sind, daß auf sie ein und derselbe Begriff angewandt wird, daß diese Gruppen, die Arten, sich in Einheiten höheren Grades einfügen, die als Ganze sich in den Merkmalen ihrer Träger in verschieden hohem Maße ähneln und nach diesem Gesichtspunkt größerer oder geringerer Ähnlichkeit anordnen lassen. Geht man den Gründen dafür nach, so findet man, daß es der allgemeine Bauplan der Organismen ist, der ihre nähere oder entferntere Ähnlichkeit bedingt, der Bauplan, der die Organe zu einem Ganzen von typischer Anordnung der Teile zusammenfaßt. Mit Goethe spricht man von Typen oder reinen Gestalten tieri-

scher und pflanzlicher Organisation. Der Typus ist nicht die Summe der Teile oder Organe des Organismus, er ist mehr als diese und läßt sich aus ihr nicht verstehen, er geht nicht in ihr auf. Das leuchtet schon daraus ein, daß diese Teile Veränderungen erfahren, während der Typus konstant bleibt. Klar drückt das Karl Gegenbaur in seinen noch vor Darwins Origin of species erschienenen „Grundzügen der vergleichenden Anatomie“ aus: „Wir kommen stets auf den Gesamttypus zurück, sobald wir ein einzelnes der zu einer kontinuierlichen Kette verbundenen Glieder in seinen Beziehungen betrachten, und müssen dabei erkennen, daß nicht das Organ den Organismus, sondern der Organismus das Organ beherrscht.“ Auch bei Darwin nimmt der Typusbegriff noch eine hervorragende Stellung ein. So heißt es in seinem eben genannten Werke: „Wir haben gesehen, daß die Glieder einer und derselben Klasse, unabhängig von ihrer Lebensweise, einander im allgemeinen Bauplan ihrer Organisation gleichen. Die Übereinstimmung wird oft mit dem Ausdruck ‚Einheit des Typus‘ bezeichnet. .. Der ganze Gegenstand wird unter dem Namen Morphologie begriffen. Das ist einer der interessantesten Teile der Naturgeschichte und kann deren wahre Seele genannt werden.“ Hier bei Darwin haben wir noch die Bedeutung, in der die Bezeichnung Morphologie ursprünglich gebraucht wurde und in der allein wir sie auch hier verstanden wissen wollen.

Der Typus, die Gestalt, im wesentlichen gleichbedeutend, sind Ganzheitsbegriffe, die Aufstellung des Typus ist deshalb keinenfalls möglich von der Betrachtung der Teile her, wie wohl dieselbe zu einer tieferen Begründung des Typusbegriffes unerläßlich ist. Der Organismus muß als Ganzes aufgefaßt werden, in seinen wesentlichen Zügen, als System planmäßig geeinter Teile. Darin liegt der fruchtbare Kern der morphologischen Methode beschlossen, der ihr die gestaltende Synthese gewährleistet und sie zu den hervorragenden Entdeckungen der Gestaltbeziehungen zwischen den einzelnen Organismengruppen geführt hat, die nachträglich durch Darwin eine phylogenetische Auslegung erfahren haben. Sie gipfeln in der Erkenntnis der Homologien und der Analogien. Homolog sind Organe, die morphologisch gleichwertig sind, d. h. dieselbe räumliche Stellung in dem in der Anschauung auf seine wesentlichen Züge vereinfachten Organismus einnehmen. Sie können dabei grundverschieden sein ihrer äußeren Gestalt nach, anderen Funktionen dienen und morphologisch gänzlich verschiedenen Organen gleichen, ihnen analog sein. Durch diese äußere Erscheinung hindurch, über die Analogie hinweg, die innere Gleich-

wertigkeit homologer Organe erschaut zu haben, gerade darin gipfeln die Leistungen der morphologischen Betrachtungsweise. Hier wird aber erst besonders deutlich, wie sehr sich die Anschauung von dem konkreten Bilde loslösen und verselbständigen muß, wenn sie fruchtbar sein soll. Es muß gewissermaßen ein virtuelles Bild des Organismus im Geiste entstehen, das nur mehr seine wesentlichen Gestaltbeziehungen enthält, in dem alles Zufällige, will sagen von außen Bedingte der Einzelerscheinung ausgeschaltet ist, so daß diese nur mehr die allgemeinen Verhältnisse ihrer Gestalt zeigt. Goethe schildert diesen Vorgang wahr und bestimmt, wenn er sagt, er müsse den Organismus „als ein Ganzes anschauen", indem er „Einzelne aufhebe, ohne den Eindruck zu zerstören".

Hier kann nun die der Morphologie angeborene Methode einsetzen, der Vergleich. Die anschaulich festgehaltenen „Schemen" (Goethe) treten hintereinander, um das „Zusammenschauen" ihrer Vielheit zu ermöglichen. Dabei erfahren sie abermals eine Vereinheitlichung, wenn sie durch Bau- und Strukturähnlichkeiten verbunden sind. Die virtuellen Bilder decken sich unter dieser Voraussetzung, und die Anschauung nimmt daraus ein schon hochgradig abstraktes Schema ab, das aber als Beziehungsgestalt für die Formen, aus denen sie hervorging, die unerläßliche Voraussetzung ist für die Ermittelung der Homologien der Teile, der Einzelformen. Das ist der Goethesche Typus, der weiter ausgebaut noch bei Gegenbaur die Grundlage der vergleichenden Anatomie abgibt. Es ist schlechthin der Hauptbegriff aller vergleichend-morphologischen Forschung, die es mit Ganzheiten oder Gestalten zu tun hat, die im Formenschatz der organischen Natur eine ähnliche Stellung wie die Naturgesetze im Anorganischen, im Ablauf der rein stofflich-energetischen Prozesse einnehmen. Wie das Gesetz, wenn man will, über oder vor dem physikalischen Vorgang ist und ihm die Richtung vorschreibt, so leitet die typische Gestalt das Formwerden der Organismen.

In ihrer reinsten Ausprägung kennt die Morphologie die Frage nach der Ursache nicht, wenigstens ist ihr der Begriff der mechanischen Kausalität fremd, ebenso wie das begrifflich-analytische Vorgehen. Morphologische Bezüge werden vielmehr anschaulich erfaßt, anschaulich-vergleichend gewonnen. Alle diese Charaktere haben sich in Goethes morphologischem Werk in typischer Reinheit entfaltet und haben sich von dort aus auf die morphologische Wissenschaft weiter vererbt. Diese kann demnach in Goethe ihren wahren Heros und Gesetzgeber erblicken.

Die Morphologie befaßt sich mit den Organismen, vorzüglich darstellend und entwickelnd. Nun kann man aber an sie auch mit der Absicht herantreten, ihre Lebenserscheinungen wissenschaftlich zu erklären, d. h. ursächlich abzuleiten und auf ein allgemeineres, schon bekanntes Geschehen zurückzuführen und sie als dessen Spezialfall zu verstehen. Dies ist die Forschungsaufgabe der Physiologie.

Ihre oberste Frage ist die nach dem Wesen des Lebens. Ist es ein ursprüngliches Phänomen oder ist es „nur" eine in enormer Komplikation auftretende stofflich-energetische Erscheinung? Diese Frage wird von der Morphologie nicht eigentlich berührt. Ihr ist das Problem des Lebens im wesentlichen ein Formproblem, wenngleich sie sich jederzeit darüber im klaren sein dürfte, daß es sich darin keineswegs erschöpft. Ihre fundamentale Anschauung, die in der organischen Gestalt ein Ursprüngliches sieht, das weiterer Analyse nicht zugänglich ist, überträgt sich notwendig auch auf die Auffassung des Lebens. Sie hat dasselbe an seinen Formschöpfungen, an seinen mannigfachen Erscheinungen im Reiche des Gestalteten. Sie umspielt so gewissermaßen das zentrale Problem der Physiologie, das in der Frage nach dem Wesen des Lebens begründet liegt, und wahrt taktvoll und mit Ehrfurcht den Abstand vor der Tatsache „Leben".

Demgegenüber geht die physiologisch-kausale Richtung geradewegs auf dieses Problem los und sucht es auf dem Wege der Analyse zu erfassen, d. h. in seine Elemente aufzulösen, als deren Funktion es zuletzt erscheint. Sie ist dabei durchdrungen von der Überzeugung, der Kant Ausdruck verlieh: „Ins Innere der Natur dringt Beobachtung und Zergliederung der Erscheinungen, und man kann nicht wissen, wie weit dies mit der Zeit geschehen werde." Das Leben soll seiner Sondergesetzlichkeit entkleidet und zurückgeführt werden auf die Gesetze der kraftbegabten Masse, also auf die allgemeinen Naturgesetze, wie sie der Gegenstand der mathematisch-fundierten Physik sind. Man hofft die Wissenschaft vom Leben zu dem Rang einer exakten Wissenschaft zu erheben, wenn man in sie die Methoden der exaktesten aller Naturwissenschaften, der Physik, einführt. Man kann danach die Physiologie recht wohl als Physik lebender Systeme charakterisieren. Das Lebensgeschehen soll dem kausal-mechanischen Verständnis zugeführt werden und sich in ein Problem der allgemeinen Mechanik der Materie auflösen.

Diesem Ziele müssen sich die Methoden der Physiologie anpassen. Sie werden jedenfalls den unbestimmten Charakter, der vom Standpunkt der exakten Wissenschaft aus denen der Morphologie anhaftet,

vermeiden müssen und sich mit dem Rüstzeug der Mathematik ausstatten, also nach den Prinzipien von Maß und Zahl verfahren. Der Lebensnerv aller exakten Wissenschaft ist die Mathematik, und diese kann nur Quantität handhaben und nicht Qualität, für welche sie ohne jegliches Organ ist. Kant läßt überhaupt nur als Wissenschaft ein Wissen gelten, das sich in mathematische Form bringen läßt. Biologie als Wissenschaft wäre demnach nur in diesem Sinne möglich und deshalb die Physiologie die einzige Form der wissenschaftlichen Biologie. Allein dieser Kantsche Wissenschaftsbegriff ist entschieden zu eng, und der Fortgang der Forschung hat sich auch nicht an ihn gehalten. Immerhin aber blieb er als Unterströmung unter den freieren Auffassungen von Wissenschaft wirksam und tritt heute wieder mit aller Entschiedenheit in der Biologie hervor. So sagt J. Loeb: „Biology will be scientific only to the extent, that it succeeds in reducing life phenomena to quantitativ laws".

Die Physiologie strebt demgemäß nach dem mathematisch formulierten Ausdruck der Lebenserscheinungen, auf das Naturgesetz. Sie zielt darauf ab, die Gesetzmäßigkeit des Anorganischen auf das Organische zu übertragen, die ganze belebte Welt nach der Schablone der physikalischen Methode zu behandeln. Natürlich erklären ist in ihrem Bereiche gleichbedeutend mit physikalisch erklären. Die organische Natur wird auf die Fläche des Minerals herabgedrückt, das Leben als ein Komplex von anorganischen, chemisch-physikalischen Faktoren angesehen. Die Lebewesen werden zu leblosen Naturkörpern gestempelt. Tatsächlich sind sie für den konsequenten Biomechaniker keine Organismen, sondern „tote" Wesen, Mechanismen, von gewöhnlichen Maschinen nur graduell, nach dem Maß ihrer Kompliziertheit, verschieden. W. Ostwald sagt, es seien „die Lebewesen nur als sehr weitgehend spezialisierte Sonderfälle physikalisch-chemischer Maschinen" aufzufassen. So ist Biologie als Wissenschaft nicht nach der Art, dem Wesen ihres Gegenstandes, sondern nur nach dessen höherer Komplikation von den anorganischen Wissenschaften zu trennen. Es gibt im Grunde nur eine Physik, und diese sondert sich in eine Physik einfacher und komplexer Systeme. Der Physiologe ist so mehr Physiker als Biologe, denn nur so kann er exakt forschen.

Zwei Probleme sind es, die das Interesse der physiologischen Forschung heute vor allem in Anspruch nehmen: Das Protoplasmaproblem und das Problem der organischen Form.

Das Protoplasmaproblem war schon nahe daran, als unlösbar aufgegeben zu werden. Seitdem man aber die kolloidale Natur des Proto-

plasmas erkannt hat und die „vernachlässigten" kolloidalen Dimensionen gebührend würdigt, ist es in ein neues Stadium fruchtbarer Forschung gerückt. Zweifellos verdankt die Biologie den Erkenntnissen der Kolloidchemie nicht unbedeutende Fortschritte, und weitere stehen zu erwarten. Im Bunde mit der physikalischen Chemie schreitet die Physiologie abermals rüstig der mechanischen Lösung der Lebenserscheinungen zu und glaubt sie an ihrer Wurzel zu fassen. Das Eindringen der Kolloidchemie in die Biologie ist eine wichtige Etappe auf dem Vormarsch der Mathematik und Physik in das Gebiet der Biologie. Die Überzeugung, hier den Schlüssel zur Lösung des Lebensproblems in die Hand bekommen zu haben, ist sehr allgemein. In Wirklichkeit aber dürfte es sich dabei um eine bei der Neuheit der Dinge begreifliche Übertreibung handeln. Jede neue physikalische oder chemische Entdeckung pflegt von den Biologen der mechanischen Richtung sogleich nach ihrem Bekanntwerden für ihre Zwecke ausgebeutet zu werden. So war es früher nach dem Bekanntwerden der Ergebnisse der Lehre von der galvanischen Elektrizität, darauf mit den Ergebnissen der Strukturchemie, der Ionentheorie und der Untersuchungen über den osmotischen Druck, und so ist es heute mit den Resultaten der Kolloidchemie. Es wird zweifellos Bleibendes auch aus ihnen für die Erklärung der Lebenserscheinungen gezogen werden — das Leben selbst aber wird wie mit Geisterschritt mitten hindurchschreiten und mechanischer Erklärung nach wie vor spotten.

Auch das Problem der organischen Form kann natürlich der physiologischen Methode unterworfen werden. Nur sie kann eine „Erklärung" derselben geben, wenn überhaupt eine solche erreichbar ist. Die Morphologie fragt nicht: Wie kommt die Gestalt kausal-mechanisch zustande? Sondern sie fragt: Wie leitet sie sich aus den anderen Gestalten ab? Es ist das Problem der Mannigfaltigkeit der organischen Bildungen. Die Physiologie steht dieser morphologischen Problemstellung innerlich völlig fern. Im Rahmen ihrer Fragestellung hat die Gestalt, der Typus, haben phylogenetische Faktoren, die nur eine Umdeutung jener anderen sind, keine Bedeutung. Sie erklären die organische Form nicht, denn sie geben nicht die Mechanik der Vorgänge, die zu ihrer Bildung führen, von der Zygote ab durch alle Stadien der Entwicklung. Die Aufstellung von Homologien und Analogien hätte aus ihren Voraussetzungen heraus nie erfolgen können, sie beruht auf dem Vergleich der ungeteilten Gestalten, der in der morphologischen Forschung im Vordergrund steht. Die Physiologie aber forscht analytisch, sowohl in der Theorie wie im Experiment.

Eine Gestalt ist für sie die mechanisch auflösbare Anordnung von Massenpunkten, die durch die Grundgesetze der Materie vorgeschrieben ist. Sie setzt für jeden Punkt des Keims und des fertigen Organismus festbestimmte Bewegungsursachen an, wie dies alle Mechanik tun muß; Roux spricht von der „Topographie der Ursachen". Man bezeichnet diese Physiologie der Form deshalb in der Zoologie seit langem als „Entwicklungsmechanik". Goebel[1]) findet diesen Ausdruck für wenig treffend und spricht nur von „kausaler Morphologie", „welche die Ursachen (im weitesten Sinne) für die Gestaltungsverhältnisse zu ermitteln sucht". Die Verfolgung der Kausalkette und ihre genaue Analyse führt aber letzten Endes zu den gleichen Aufstellungen, wie sie die zoologische Entwicklungsmechanik darbietet. Die „Ursachen im weitesten Sinne" erweisen sich beim Fortschreiten der experimentellen und theoretischen Analyse naturgemäß als Komplexe von vielen näheren Ursachen, die Kausalkette kompliziert sich, indem die Zahl ihrer Glieder sich um das Vielfache vermehrt. Die sogenannte „kausale" oder „experimentelle" Morphologie ist eben nicht mehr eigentliche Morphologie, worunter wir allein die vergleichende Morphologie verstehen, sondern Entwicklungsmechanik. Diese aber hat mit der Morphologie nur das Objekt gemein, die Methode ist ihr geradezu entgegengesetzt, es ist die kausal-analytische Methode der Physiologie, nicht die auf den synthetischen, vergleichend-beziehenden Funktionen des Bewußtseins beruhende Methode der eigentlichen Morphologie. Sie wird die Leistungen der vergleichenden Morphologie nicht verkennen dürfen, wenn sie dieselben auch nur als wertvolle Materialbereicherung für die physiologische Fragestellung betrachtet und sie der Arbeit des Jägers vergleicht, der das Wild erlegt, damit der Koch es zubereite.

Die Erreichbarkeit des aufgestellten Zieles der physiologischen Forschung ist allererst an die Voraussetzung gebunden, daß sich das organische Geschehen restlos kausalmechanisch auflösen lasse und daß nicht Faktoren in ihm wirken, die nicht der Klasse der physikalischen Kräfte angehören. Die Annahme, daß dem so sei, geht aller exakten Behandlung der Lebenserscheinungen voraus. Hierin kann sich die Physiologie auf Kant berufen. Dieser ist von der Wirksamkeit ideeller oder gestaltender Faktoren im Bau und Leben der Organismen restlos überzeugt, wie oben dargetan wurde, und ebenso von der Unmöglichkeit,

1) Goebel, K., Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. Biol. Centralbl. Bd. XXV, 1905.

dieser Seite des Lebens wissenschaftlich, mit Hilfe kausalmechanischer Vorstellungen beizukommen. Ohne den Mechanismus kann es aber keine Wissenschaft von der Natur geben. Wir müßten deshalb auf ein wissenschaftliches Verständnis der Lebewesen verzichten, wenn wir uns nicht auf den Standpunkt stellen, zu forschen, „als ob" das Leben aus dem Mechanismus der Natur verständlich sei, und uns nicht entschließen: „alle Produkte und Ereignisse der Natur, selbst die zweckmäßigsten, so weit mechanisch zu erklären, als es immer in unserem Vermögen steht". Die „größtmögliche Bestrebung, ja Kühnheit in Versuchen, sie mechanisch zu erklären", ist nicht allein erlaubt, sondern wir sind auch durch die Vernunft dazu aufgerufen. Diese Aufforderung Kants, in der mechanischen Erforschung der Lebewesen so weit als möglich zu gehen, ergreift die Physiologie voll und ganz. Sie ist dazu gezwungen, denn „der Mensch muß glauben, daß das Unerforschliche erforschlich sei, er würde sonst nicht forschen" (Goethe). Es ist aber ein großer Unterschied, ob ich sage: das Lebensgeschehen ist gestaltender Faktoren bar, oder aber: ich muß, obwohl mir das Wirken solcher Faktoren in ihm evident und gewiß ist, annehmen, daß sie nicht vorhanden sind, weil ich sonst das Leben nicht nach kausal-mechanischen Methoden, die allein wissenschaftlich-exakt sind, erforschen könnte. Das letztere ist der Standpunkt Kants; er ist Resignation, aber eine solche, die in weite Hintergründe blicken läßt, aus denen heraus die Möglichkeit einer exakten Wissenschaft vom Leben stets erneut in schwankender Problematik erscheint. Die erst aufgeführte Ansicht ist dieser gegenüber dogmatisch, und der sie prinzipiell vertritt, gleicht jenem siamesischen König, der, als man ihm von Schnee und Eis erzählte, beides für Undinge hielt.

Die ausschließliche Betonung des morphologischen oder physiologischen, des Gestaltprinzips oder des mechanisch-gesetzlichen Prinzips läßt eine Synthese beider nicht aufkommen. Sie wird immer wieder versucht, aber jedesmal ebenso scharf abgewiesen mit dem Hinweis darauf, daß chemisch-physikalische Wissenschaft nur möglich sei unter Ausschaltung aller qualitativen Seiten ihrer Gegenstände, unter die auch die Gestaltfaktoren gestellt werden, daß das System der Physik keine Qualitäts- und Ganzheitsbestimmungen kenne. Freilich bleibt die Behauptung, gestaltende Faktoren könnten niemals als Ursache und ebensowenig als „regulative Prinzipien" in eine Kausalkette eintreten, in die der Gegenstand als physikalisch-quantitativ bestimmter eingeschlossen ist, eben nur Behauptung, der sich jederzeit die gegenteilige entgegenhalten läßt mit ebenso unsicherer Begründung.

Objektiver ist die Haltung Kants, der diese Möglichkeit durchaus offen läßt, dabei freilich betont, daß unsere Vernunft eine solche Verbindung nicht fassen könne. Das gestaltende Prinzip eines organischen Wesens reicht nicht hin, es als Produkt der Natur, d. i. der körperlichen Wirklichkeit zu beurteilen, „wenn nicht der Mechanismus des letzteren dem ersteren beigesellt wird, gleichsam als das Werkzeug einer absichtlich wirkenden Ursache, deren Zwecke die Natur in ihren mechanischen Gesetzen gleichwohl untergeordnet ist. Die Möglichkeit einer solchen Verbindung zweier ganz verschiedener Arten von Kausalität, der Natur in ihrer allgemeinen Gesetzmäßigkeit, mit einer Idee, welche jene auf eine besondere Form einschränkt, wozu sie für sich gar keinen Grund enthält, begreift unsere Vernunft nicht; sie liegt im übersinnlichen Substrat der Natur, wovon wir nichts bejahend bestimmen können, als daß es das Wesen an sich sei, von welchem wir bloß die Erscheinung kennen." Daß sich die rohe Materie auf Grund der ihr innewohnenden Gesetzlichkeit habe organisch formen können, erscheint Kant vernunftwidrig. Er läßt diesem uns unerforschlichen Prinzip einer ursprünglichen Organisation unter dem Naturmechanismus einen unbestimmbaren, zugleich doch auch unverkennbaren Anteil. Diese Synthese vertreten auch die meisten älteren Physiologen, die ihrer Disziplin wohl die Erklärung des mechanischen Geschehens am Organismus, nicht aber die mechanische Erklärung des Organismus als Aufgabe wiesen.

Dem gegenüber sei der Standpunkt der modernen exakten Physiologie noch einmal in aller Kürze und Deutlichkeit herausgehoben und aus den Gedankengängen der einleitenden Betrachtungen gedeutet. Forschungsziel ist die Aufhellung der Mechanik der belebten Systeme; wie das aller exakten Wissenschaft, so ist es auch das ihrige, die gesamte organische Wirklichkeit zurückzuführen auf den leeren Raum und darin sich nach den Gesetzen der Mechanik bewegende Massenpunkte. Für die anorganischen Naturdinge ist man diesem Ziel schon so nahe gekommen, daß es längst nicht mehr als unerreichbares Ideal erscheint, das man bewußt mit dem resignierten Gefühl des Ignorabimus umkleidet. Was Du Bois-Reymond[1]) von der naturwissenschaftlichen Erkenntnis des Menschen sagt: „Wenn wir den Menschen naturwissenschaftlich betrachten, so ist er für uns ein Zusammenwirken unbewußter Atome. Den Menschen naturwissenschaftlich erklären, heißt diese Atombewegungen bis ins letzte hinein zu verstehen", das gilt für alle

1) Du Bois-Reymond, E., Über die Grenzen des Naturerkennens. Leipzig 1916.

tiefer stehenden Organisationen in gleicher Weise: man strebt danach, sie auf ähnliche Art mechanisch durchschauen und mathematisch beherrschen zu können wie der Physiker-Chemiker das Atommodell, das aber heißt, sie aus ihren letzten kleinsten Teilen erklären. Naegeli[1]) sagt: „Eine Naturwissenschaft nähert sich um so mehr der Vollkommenheit, je mehr die mechanischen Prinzipien in ihr Anwendung finden." Es sei ein besonders befriedigendes Ereignis, wenn es gelänge, in eine beschreibende Wissenschaft ein mechanistisches Element einzuführen und sie dadurch den exakten Wissenschaften zu nähern. Indem die exakte Physiologie in diesem Sinne forschend tätig ist, erkennt sie bewußt oder unbewußt den Kantschen Satz an: „Alle Naturwissenschaft ist entweder reine oder angewandte Bewegungslehre."

Somit ist die Biologie keine einheitliche Wissenschaft; sie verharrt in einem unorganischen Aggregatzustand zweier wissenschaftlicher Tätigkeiten, die nur durch den Namen Biologie zusammengebunden, sonst aber nach Methode und Ziel durch einen klaffenden Gegensatz getrennt sind. Diese Einsicht haben wir gewonnen: daß die Entwicklung der biologischen Wissenschaft an die Duplizität des Morphologischen und Gesetzlichen gebunden ist. Morphologisch ist nicht das, was sich physiologisch noch nicht erklären läßt, sondern was sich physiologisch überhaupt nicht erklären läßt. Dieser Gegensatz wurzelt in der Eigenart der belebten Naturgegenstände; sie läßt zwei grundverschiedene Fragestellungen zu, die, miteinander unvereinbar, zwei Weltansichten zugeordnet sind, die in Goethe und Kant ihre reinste Ausprägung erfahren haben.

Wie diese Ausführungen hierans ihren Ausgang nahmen, so münden sie am Schlusse hier wieder ein, indem wir zusammenfassend feststellen: daß die verstärkte Betonung der physiologischen Forschungsrichtung eine Hinwendung zum Kantschen Wissenschaftsbegriff bedeutet, wozu die Hofmeistersche Wendung nur ein erster Auftakt war. Daß in diesen Entwicklungsgang auch der Darwinismus, im Sinne von Selektionstheorie, und die Systeme, die aus dem Boden seiner Kritik aufkeimten und im produktiven Widerspruch zu ihm reiften, sowie die Vererbungslehre, genauer der Mendelismus, sich eingliedern, das zu beweisen müssen wir uns an dieser Stelle versagen und es bei dem Hinweise bewenden lassen.

1) Naegeli, K., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammung. München u. Leipzig 1884.

Einige Resultate der neuesten Saugkraftstudien.

Von

A. Ursprung.

Mit 3 Kurven im Text.

In den bisherigen Untersuchungen über die Saugkraft wurden stets einzelne Zellen gemessen[1]). Ohne dieses Zurückgehen auf die Zelle hätten mehrere bedeutsame Tatsachen nicht aufgedeckt werden können; ich erinnere an die Saugkraftverteilung in den Palisadenreihen, an die Umkehrung der Saugkraftkurve im welkenden Blattstiel, an den Endodermissprung, an die Beziehung zwischen Saugkraft und Wachstum in der Wurzelspitze[2]). Die technischen Schwierigkeiten[3]) erlaubten es aber nicht, ohne einen großen Stab von Mitarbeitern, diese Zellmethode auf zahlreiche Pflanzen auszudehnen; und doch schien es wünschenswert, die Untersuchungen nicht nur in die Tiefe, sondern auch in die Breite zu führen, um eine Übersicht zu gewinnen über das Verhalten möglichst vieler Spezies und ganzer Pflanzengesellschaften.

Diesem Bedürfnis ist die neue, vereinfachte Methode[4]) entsprungen, deren bisherige Resultate kurz mitgeteilt werden sollen, auf Grund von Messungen der Herren Dr. G. Blum (Alpen und Moor), F. J. Molz (Außenfaktoren, Standorte der Ebene), V. Kandija (Periodizität), Dr. Cl. Hayoz (Außenfaktoren).

Zur Methode sei nur bemerkt, daß Kronblätter und Laubblattspreiten gewöhnlich in Querstreifen untersucht wurden, unter möglichster Vermeidung stärkerer Nerven. Die auf diese Weise erhaltenen

1) A. Ursprung und G. Blum, Zur Kenntnis der Saugkraft IV. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1921, **39**, S. 70, und die hier zitierte Literatur.

2) A. Ursprung, Unsere gegenwärtigen Kenntnisse über die osmotischen Zustandsgrößen der Pflanzenzelle. Verh. d. naturf. Ges. Basel, Festband Hermann Christ, 1923, **35**, S. 111.

3) Über eine Erleichterung vgl. Formel 4 in Ursprung und Blum, Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1924, **63**. S. 27.

4) A. Ursprung, Zur Kenntnis der Saugkraft VII. Eine neue, vereinfachte Methode zur Messung der Saugkraft. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1923, **41**, S. 338.

Saugkräfte sind natürlich Durchschnittswerte für alle in Betracht fallenden Gewebe.

I. Der Einfluß der Außenfaktoren auf die Saugkraft.

Ich schicke die Außenfaktoren voraus, weil ihre Wirkung die Grundlage bildet zum Verständnis des Übrigen.

1. Bodenfeuchtigkeit.

Die folgende Zusammenstellung bringt dieselbe Spezies am gleichen Standort in kurzen Zwischenräumen vor und nach Regen. Man sieht,

	Saugkraft	Differenz
Bellis perennis, Krone, Garten, 31. VII. 8h, vor Regen	12,4 Atm.	7,1 Atm.
„ „ „ „ 1. VIII. 8h, nach 36,3 mm Regen	5,3 „	
Bellis perennis, Krone, Garten, 21. VIII. 8h, vor Regen	22,8 „	14,8 „
„ „ „ „ 23. VIII. 8h, nach 23,6 mm Regen	13,0 „	
Bellis perennis, Krone, Garten, 25. VIII. 8h, nach weiteren 4,6 mm Regen	8,0 „	
Satureia alpina, Spreite, Geröll der Alpen, 30. VII. 11h, vor Regen	34,5 „	21,0 „
Satureia alpina, Spreite, Geröll der Alpen, 1. VIII. 11h, nach sehr starkem Regen	13,5 „	
Dieselbe Satureia, Krone, Geröll der Alpen, 30. VII. 11h, vor Regen	12,0 „	4,0 „
Dieselbe Satureia, Krone, Geröll der Alpen, 1. VIII. 11h, nach sehr starkem Regen	8,0 „	
Sempervivum tectorum, Spreite, Felsspalte der Alpen, 31. VII. 14h, vor Regen	ca. 45,5 „	18,0 „
Sempervivum tectorum, Spreite, Felsspalte der Alpen, 1. VIII. 15h, nach sehr starkem Regen	ca. 27,5 „	
Biscutella levigata, Spreite, Geröll der Alpen, 31. VII. 11h, vor Regen	25,5 „	4,0 „
Biscutella levigata, Spreite, Geröll der Alpen, 1. VIII. 16h, nach sehr starkem Regen	21,5 „	
Dieselbe Biscutella, Krone, Geröll der Alpen, 31. VII. 11h, vor Regen	14,5 „	0,0 „
Dieselbe Biscutella, Krone, Geröll der Alpen, 1. VIII. 16h, nach sehr starkem Regen	14,5 „	
Geranium silvaticum, Spreite, Geröll der Alpen, 31. VII. 18h, vor Regen	21,5 „	0,0 „
Geranium silvaticum, Spreite, Geröll der Alpen, 1. VIII. 18h, nach sehr starkem Regen	21,5 „	
Dasselbe Geranium, Krone, Geröll der Alpen, 31. VII. 18h, vor Regen	6,5 „	0,0 „
Dasselbe Geranium, Krone, Geröll der Alpen, 1. VIII. 18h, nach sehr starkem Regen	6,5 „	
Campanula Rapunculus, Krone, Wald, 17. VII. 16h, vor Regen	13,7 „	7,6 „
Campanula Rapunculus, Krone, Wald, 18. VII. 8h, nach 14,2 mm Regen	6,1 „	
Potentilla anserina, Krone, Wald, 17. VII. 11h, vor Regen	8,1 „	2,0 „
„ „ „ „ 18. VII. 16h, nach 14,2 mm Regen	6,1 „	

wie gewaltig die Saugkraftänderung sein kann, die ein starker Regen, besonders nach einer längeren Trockenperiode, hervorzubringen vermag. Man erkennt aber auch die auffallenden Verschiedenheiten im Verhalten verschiedener Arten am gleichen Standort (Blattspreite von Satureia und Geranium), ja sogar verschiedener Organe desselben Individuums (Satureia Spreite und Krone).

Unter den Laboratoriumsversuchen sei eine Topfpflanze von Chrysanthemum frutescens herausgegriffen, deren Erde ziemlich trocken war und dann stark begossen wurde (Versuch 1). Daß das Fallen der Saugkraft bei einem Regen, gleich wie in Versuch 1, auf Wurzelabsorption zurückzuführen ist und nicht etwa auf Wasseraufnahme der

Chrysanthemum frutescens.

Versuch 1. Nur Erde begossen.

Zeit	Saugkraft der Strahlblüten	
10h	19,1 Atm.	Nun Erde begossen.
11h	14,0 „	
12h	10,8 „	
13h	7,4 „	
17h	6,9 „	
8h	4,7 „	

Versuch 2. Erde nicht begossen. Künstlicher Regen ausschließlich auf Blätter und Blüten.

Zeit	Saugkraft der Strahlblüten	
10h	12,4 Atm.	Nun künstl. Regen
11h	12,7 „	
12h	11,3 „	
13h	12,6 „	
17h	11,7 „	

oberirdischen Teile, zeigt für Chrysanthemum frutescens Versuch 2, bei welchem die Pflanze einem künstlichen Regen ausgesetzt war, mit Ausnahme des Topfes, der sich in einem dicht schließenden Glasgefäß befand [1]).

Die Bedeutung der Bodenfeuchtigkeit illustriert auch ein Experiment mit Bellis perennis, deren Wurzeln in Zuckerlösungen verschiedener Konzentration gehalten wurden. Gemessen wurden die Laubblätter, deren anfängliche Saugkraft 10 Atm. betrug.

Saugkraft der Lösung	Die Saugkraft der Blätter stieg an nach 1 Tag um	nach 9 Tagen um
0,0 Atm.	— 0,3 Atm.	— 2,0 Atm.
2,6 „	+ 0,5 „	—
5,3 „	+ 2,5 „	+ 8,2 Atm.
8,1 „	+ 1,2 „	+ 10,5 „
9,6 „	+ 6,3 „	+ 14,2 „
11,1 „	+ 7,9 „	tot

1) Allerdings gibt es Fälle, in welchen auch oberirdische Organe Einrichtungen zur Wasseraufnahme besitzen.

2. Luftfeuchtigkeit.

a) Wasserkulturen. Junge Kulturen von Mais in Leitungswasser wurden aus Zimmerluft (70 % relat. Feuchtigkeit, Blattsaugkraft 5,3 Atm.) während 4 Stunden in Glocken mit 100% und 20% ($CaCl_2$) Feuchtigkeit übertragen, ohne daß eine Änderung der Saugkraft zu konstatieren war[1]). Ein Einfluß auf die Saugkraft zeigte sich erst in einem zweiten Versuch nach zweitägiger Einwirkung.

Luftfeuchtigkeit	Einwirkungsdauer	Saugkraft des Blattes	
70 %	—	5,3 Atm.	
100 %	4 Stunden	5,3 „	dasselbe Blatt
20 %	4 „	5,3 „	
50 %	—	5,0 „	
100 %	48 Stunden	4,5 „	
14 %	48 „	7,1 „	

b) Topfkulturen mit feuchter Erde. Es wurden Exemplare derselben Bellis benutzt, die später zu den Versuchen über die Periodizität diente. Während der ganzen Versuchsdauer erfolgte kein Gießen. Die Experimente mit dem nackten Topf gingen voraus, dann wurden Topf und Erde mit Stanniol umhüllt.

Topf nicht mit Stanniol umhüllt			Topf samt Erde mit Stanniol umhüllt			
Luftfeuchtigkeit	Einwirkungsdauer	Saugkraft des Blattes	Luftfeuchtigkeit	Einwirkungsdauer	Saugkraft des Blattes	
Beginn 70 %	—	6,7 Atm.	Beginn 100 %	—	6,7 Atm.	dasselbe
dasselbe 100 %	3 Stunden	6,7 „	32 %	3 Stunden	8,1 „	Blatt
Blatt 60 %	3 „	9,6 „				
dasselbe 60 %	3 „	9,6 „	32 %	3 „	8,1 „	dasselbe
Blatt 100 %	3 „	6,7 „	100 %	3 „	6,7 „	Blatt

Topf nackt: einer Schwankung der Luftfeuchtigkeit von 40 % entspricht eine Saugkraftschwankung von 2,9 Atm.

Topf umhüllt: einer Schwankung der Luftfeuchtigkeit von 68 % entspricht eine Saugkraftschwankung von 1,4 Atm.

c) Topfkulturen mit ziemlich trockener Erde. Dieselbe Versuchspflanze wie in 2 b.

---

1) Hier und im folgenden diente zur Herstellung eines Raumes mit 100 % Feuchtigkeit eine Glasglocke, die zum Teil mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidet war und in einem mit Wasser gefüllten Teller stand. Topf und Pflanze berührten weder das Wasser noch das Filtrierpapier. Zur Herstellung trockener Luft enthielt eine andere Glocke unten und oben (im Drahtnetz) $CaCl_2$.

Topf nicht mit Stanniol umhüllt			Topf samt Erde mit Stanniol umhüllt		
Luftfeuchtigkeit	Einwirkungsdauer	Saugkraft des Blattes	Luftfeuchtigkeit	Einwirkungsdauer	Saugkraft des Blattes
dasselbe Blatt 100 %	4 Stunden	8,1 Atm.	100 %	4 Stunden	5,3 Atm. dasselbe
dasselbe Blatt 60 %	4 „	14,3 „	35 %	4 „	7,3 „ Blatt
anderer Topf 100 %	1 Stunde	7,0 Atm.	100 %	1 Stunde	9,6 Atm. dasselbe
anderer Topf 60 %	1 „	14,3 „	35 %	1 „	11,1 „ Blatt

Topf nackt: einer Schwankung der Luftfeuchtigkeit von 40 % entspricht eine Saugkraftschwankung von bis 7,3 Atm.

Topf umhüllt: einer Schwankung der Luftfeuchtigkeit von 65 % entspricht eine Saugkraftschwankung von bis 2,0 Atm.

Diese Versuche zeigen:

1. Daß die Saugkraft der Blätter mit zunehmender Luftfeuchtigkeit fällt und mit abnehmender Luftfeuchtigkeit steigt.
2. Daß dieselbe Änderung der Luftfeuchtigkeit die Blattsaugkraft um so stärker beeinflußt, je trockener der Boden ist.
3. Daß die Luftfeuchtigkeit die Blattsaugkraft der Hauptsache nach nicht direkt beeinflußt, indem sie auf das Blatt einwirkt, sondern indirekt, indem sie den Wassergehalt des Bodens verändert. Es folgt dies aus der, besonders bei trockener Erde, relativ geringen Beeinflussung der Saugkraft, wenn der Topf mit Stanniol umhüllt ist. So beträgt die Änderung der Saugkraft im letzten Beispiel der Versuchsreihe c 1,5 Atm. statt 7,3 Atm., obschon die Luftfeuchtigkeit stärker schwankt (65% statt 40%) und obschon die Erde noch trockener war als beim vorausgehenden Parallelversuch mit dem nackten Topf.

Bringen wir die Topferde in die mit $CaCl_2$ beschickte Glocke, so gibt sie Wasser durch Verdunstung ab. Dies ist einmal physikalisch notwendig und deckt sich auch mit dem relativ hohen Stand des Hygrometers (60% statt 35% in Versuch c) und mit dem relativ starken Ansteigen der Saugkraft (7,3 Atm. statt 1,5 Atm.). Daß die Topferde im dampfgesättigten Raum Wasser aufnehmen kann, ist längst bekannt[1]); in Versuch b ergibt es sich daraus, daß beim Übertragen aus $CaCl_2$ in 100% Luftfeuchtigkeit die Saugkraft im nackten Topf stärker sinkt als im umhüllten (2,9 Atm. bzw. 1,4 Atm.)

Über die Bedeutung des Sättigungsdefizites für die Saugkraft vergleiche man den Abschnitt über die periodischen Schwankungen.

1) Mitscherlich, Bodenkunde. 2. Aufl. 1913, S. 113.

3. Temperatur.

Im Winter, bei niedriger Luft- und Bodentemperatur steigt die Saugkraft, wie Helleborus und Vinca zeigen, bedeutend an. Der Februarmessung ging eine wochenlange Kälteperiode voraus, in welcher

	Luft-temperatur	Saugkraft
Helleborus foetidus, Perianth, Waldrand, 30. V. 1923, 9h	+ 9° C	10,5 Atm.
„ „ „ „ 25. II. 1924, 8h	— 2° C	51,5 „
Vinca minor, Unt. Blattepidermis, „ 8. VI. 1923, 14h	+ 18° C	7,5 „
„ „ „ „ „ 27. II. 1924, 8h	+ 2° C	23,5 „

die Lufttemperatur täglich oft bis — 10° C sank und der Boden fest gefroren war. Ende Mai und anfangs Juni blieb die Lufttemperatur stets über 0° und stieg bis über 20° C.

Diese Messungen lassen nicht erkennen, inwieweit die hohe Wintersaugkraft durch die Lufttemperatur bedingt ist und inwieweit durch die Bodentemperatur. Anhaltspunkte zur Entscheidung dieser Frage liefern einige Beobachtungen an submersen Pflanzen, die im Winter unter der Eisdecke hervorgeholt wurden. Bei Potamogeton

	Saugkraft
Potamogeton crispus, Blatt, Fischweiher, 27. VI. 1923, 9h	6,0 Atm.
„ „ „ „ 28. II. 1924, 8h	4,5 „
Elodea canadensis, „ „ 20. VI. 1923, 9h	4,5 „
„ „ „ „ 28. II. 1924, 8h	4,0 „

und Elodea ist die Saugkraft im Winter auffallenderweise nicht höher, sondern sogar tiefer, obschon tiefe Temperatur nach Bächer [1]) den osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse bei Elodea zum Ansteigen bringt. Es weist dies darauf hin, daß die hohen Wintersaugkräfte von Helleborus und Vinca weniger durch die tiefe Blattemperatur, als durch die erschwerte Wasseraufnahme aus dem gefrorenen Boden hervorgerufen sein dürften. Allerdings kann bei dem Verhalten von Potamogeton und Elodea auch das Wachstum mitspielen. Denn die relativ hohe Saugkraft, welche bei diesen Submersen besonders im Sommer auffallen muß, wird wohl zum Teil damit zusammenhängen, daß wachsende Zellen, soweit bekannt, eine oft ganz bedeutend höhere Saugkraft besitzen, als sonst gleiche, aber nicht wachsende [2]).

1) Bächer, Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1920, **37**, 1. Abt., S. 63.

2) Ursprung und Blum, Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1924, **63**, S. 41—98.

Exakter sind Laboratoriumsversuche. Wasserkulturen von Mais ergaben dasselbe Resultat: Bei konstanter Luftfeuchtigkeit und gleicher Belichtung fällt die Saugkraft, wenn Luft- und Bodentemperatur steigen, es steigt dagegen die Saugkraft, wenn Luft- und Bodentemperatur fallen. Ähnlich wie die Temperaturänderung der ganzen Pflanze, wirkt

Änderung der Blattsaugkraft bei konstanter Blattemperatur nach Übertragung der Wurzel während 12 Stunden		Änderung der Blattsaugkraft nach Übertragung der Blätter während 12 Stunden aus + 18° in bis — 3° C, während die Wurzel gelangt	
aus + 15° in 0°	aus + 15° in + 30°	aus +18° in +30°	aus + 18° in bis — 3°
um + 4,6 Atm.	um 0 Atm.	um 0 Atm.	um + 6 Atm. und mehr, soweit die Zellen nicht schon abgestorben waren

die Temperaturänderung des Bodens bzw. der Wurzel allein. Dagegen hatte das Sinken der Blattemperatur allein keine Erhöhung der Blattsaugkraft zur Folge, als die Wurzel gleichzeitig erwärmt wurde.

In etwas anderer Weise waren Experimente mit Bellis angeordnet. Ein Blatt wurde der Länge nach halbiert und jede Hälfte in Stanniol eingewickelt. Die eine Hälfte verblieb bei 20°, die andere wurde während 13 Stunden auf — 1° C abgekühlt. Hierauf betrug die Saugkraft der abgekühlten Hälfte 8,1 Atm., die der Kontrollhälfte 7,5 Atm. Ein anderer ähnlicher Versuch ergab 8,1 Atm. und 7,0 Atm. Im Gegensatz hierzu ließ eine Abkühlung der Freilandpflanzen auf — 1° C die Saugkraft bis auf 14 Atm. und sogar noch höher ansteigen. Auch nach diesen Erfahrungen dürfte also die starke Erhöhung der Blattsaugkraft im Winter weniger auf der Abkühlung der Blätter, als auf der Erschwerung der Wasseraufnahme durch die Wurzel beruhen.

4. Licht und Wärmestrahlen.

Als Lichtquellen dienten eine große Osramlampe und eine Liliputbogenlampe mit Linse; die Wärmestrahlen lieferte eine elektrische Heizplatte.

Nach thermoelektrischen Messungen betrug die Strahlungsenergie in der Entfernung, in welcher die Versuchspflanze aufgestellt war:

Osramlampe, Gesamtstrahlung . . . . . 0,001 cal $\frac{cm^2}{sec}$

Osramlampe, Lichtstrahlung (Zwischenschaltung einer 22 cm dicken Wasserschicht) . . . . . 0,0001 „ „

Liliputbogenlampe mit Linse, Gesamtstrahlung . . . . . 0,01 „ „

Liliputbogenlampe mit Linse, Lichtstrahlung . . . . . 0,001 „ „

Sonnenstrahlung am 19. März 1924, 15h, Gesamtstrahlung . . . . 0,005 „ „

Junge Maisblätter von feucht gehaltenen Sägemehlkulturen änderten ihre Saugkraft nicht nach folgender Bestrahlung: 16 Stunden Osram

Gesamtstrahlung; 2—6½ Stunden Bogenlampe Gesamtstrahlung; 3 Stunden Heizplatte, die in nicht berußtem Thermometer neben dem Blatt die Temperatur auf 50° C steigen ließ.

Blühende Topfexemplare von Anemone Hepatica, in etwas trockener Erde, erhöhten die Saugkraft der bestrahlten Perianthblätter um ca. 1,8 Atm. (z. B. von 16,0 auf 17,8 Atm.) nach folgender Bestrahlung: 5 Stunden Bogenlampe, Gesamtstrahlung; 5 Stunden Heizplatte. Dagegen hatte 4½ Stunden Lichtstrahlung der Bogenlampe, auch nach Konzentrierung aller Lichtstrahlen auf eine Blüte, keine Wirkung.

5. Wind.

Bei Wasserkulturen von Mais machte sich die Windwirkung erst bemerkbar, nachdem man dem Wasser eine ausreichende Menge osmotisch wirksamer Stoffe beigegeben hatte. Entsprechend war bei Topfflanzen von Chrysanthemum frutescens der Einfluß des Windes erst nachweisbar, als sich in dem anfänglich fast gesättigten Boden nicht mehr so viel Wasser befand. Die Saugkraftänderung bezieht sich jeweils auf eine sonst gleich behandelte, aber dem Wind nicht exponierte Kontrollpflanze.

Zea Mays. Wasserkulturen. Anfängliche Saugkraft der Blätter in H_2O: 5,5 Atm.

Kultiviert in	Wind: Geschwindigkeit	Wind: Dauer d. Einwirkung	Änderung der Saugkraft der Blattspreite um
H_2O	5 $\frac{m}{sec}$	8 Stunden	nicht nachweisbar
H_2O	15 „	8 „	„ „
0,1 Mol. Rohrzucker	5 „	8 „	„ „
0,1 Mol. Rohrzucker	15 „	8 „	„ „
0,2 Mol. Rohrzucker	5 „	8 „	+ 4,3 Atm.
0,2 Mol. Rohrzucker	15 „	8 „	+ 4,1 „

Chrysanthemum frutescens. Erde des Topfes anfänglich mit Wasser fast gesättigt, dann während des ganzen Versuches nicht mehr begossen. Topf durch Stanniolumhüllung vor Verdunstung geschützt. Der Ventilator lief täglich 7—9 Stunden. Anfangssaugkraft der Zungenblüten 5,0 Atm.

Wind: Geschwindigkeit	Wind: Dauer der Einwirkung seit Versuchsbeginn	Änderung der Saugkraft der Blüten (Zunge) um
6 $\frac{m}{sec}$	9 Stunden	nicht nachweisbar
6 $\frac{m}{sec}$	36 „	„ „
6 $\frac{m}{sec}$	60 „	im Maximum 5 Atm.

6. Sauerstoffgehalt des Bodens.

Daß Sauerstoffarmut des Substrates die Saugkraft erhöht, wurde für die Wurzel von Vicia Faba schon früher[1]) gezeigt.

Neuerdings wurden junge Maispflänzchen, deren Wurzeln in gewöhnlichem Leitungswasser sich entwickelt hatten, in ausgekochtes und mit Öldecke versehenes Leitungswasser übertragen. Die gleichzeitigen Werte der im anfänglichen Medium verbliebenen Kontrolle sind in Klammer beigefügt.

Saugkraft der Blätter im sauerstoffarmen Substrat, Anfangswert: 5,3 Atm.
„ „ „ „ „ „ nach 1 Tag: 5,3 Atm. (4,0 Atm.)
„ „ „ „ „ „ nach 2 Tagen: 9,6 Atm. (5,3 Atm.)
„ „ „ „ „ „ nach 3 Tagen: 9,0 Atm. (5,9 Atm.)

II. Zur Erklärung der Wirkung der Außenfaktoren.

Nach der Beziehung:

Saugkraft der Zelle = Saugkraft des Inhaltes — Wanddruck

hängt die Saugkraft der Zelle ab von der Saugkraft des Inhaltes und vom Wanddruck. Ändert die Zelle durch Wasserabgabe oder -aufnahme ihr Volumen, so ändert sich, ceteris paribus, sowohl die Saugkraft des Inhaltes als auch der Wanddruck. Die Saugkraft des Inhaltes hängt aber ferner noch ab vom osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse, der von zahlreichen Außenfaktoren beeinflußt wird, die erst zum Teil untersucht worden sind[2]).

Wenn z. B. im Verlaufe der Tagesperiode die Saugkraft eines Blattes vom Morgen bis zum Mittag steigt, so ist dieses Ansteigen, wie wir noch sehen werden, durch die Abnahme der Luftfeuchtigkeit bedingt. Bei der Analyse der Erscheinung haben wir zu unterscheiden 1. zwischen der Einwirkung der Luftfeuchtigkeit auf das Zellvolumen, das bekanntlich gegen Mittag sinkt[3]) und dadurch die Saugkraft des Inhaltes erhöht und den Wanddruck erniedrigt. 2. ist zu berücksichtigen die Einwirkung der abnehmenden Luftfeuchtigkeit auf den osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse, der bei den von Bächer und uns[4]) studierten Zellen ebenfalls anstieg. Man darf aber nicht vergessen,

1) Ursprung und Blum, Zur Kenntnis der Saugkraft V. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1921, **39**, S. 147. — Russel (Brehm), Boden und Pflanze 1914, S. 34. — Mitscherlich, Bodenkunde. 2. Aufl. 1913, S. 150.

2) J. Bächer, Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1920, **37**, 1. Abt., S. 63.

3) Man vergleiche die Dickenmessungen von Gr. Kraus bis Bachmann. Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, **61**, S. 372.

4) Ursprung und Blum, Über die periodischen Schwankungen des osmotischen Wertes. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1916, **34**, S. 105.

daß der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse bei verschiedenen Zellarten nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden zu reagieren scheint[1]), wodurch die Erklärung der Saugkraftänderung wesentlich kompliziert wird.

Das Gesagte gilt für den ausgewachsenen Zustand; weitere Verwickelungen stellen sich ein, wenn die Zellen wachsen[1]).

Noch auf einen anderen Punkt sei hier hingewiesen. Es wird meist als ganz selbstverständlich hingestellt, daß die Zellen beim Welken eines Organs bis zu jenem Saugkraftmaximum ansteigen, welches ihrem osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse entspricht. Demgegenüber muß nun aber doch darauf aufmerksam gemacht werden, daß die Sache, nach den vorliegenden Tatsachen, durchaus nicht so einfach liegt. Im welkenden Efeublatt, in welchem das allmähliche Ansteigen der Saugkraft der Zelle und des osmotischen Wertes bei Grenzplasmolyse verfolgt wurde, starben alle geprüften Zellen ab, lange bevor sie die hohen, der Grenzplasmolyse entsprechenden Saugkraftwerte erreicht hatten. Es zeigt dies, wie nötig die experimentelle Kontrolle auch dann sein kann, wenn die Möglichkeit eines Trugschlusses fast ausgeschlossen scheint. Bis zu welchem Grade eine Zelle ihre osmotischen Reserven zu verwerten vermag, hängt wohl von verschiedenen Umständen ab und bedarf weiterer Untersuchung.

III. Die periodischen Schwankungen der Saugkraft und ihre Erklärung.

1. Die tägliche Periodizität,

über welche bisher nur kurze Andeutungen vorlagen[2]), wurde während eines Jahres verfolgt an den Zungen der Blumenkrone und an den Laubblättern einer gefüllten Gartenbellis. Alle Versuchspflanzen wuchsen dicht nebeneinander in einem Beet, das während der ganzen Beobachtungsdauer nicht begossen wurde und an wolkenlosen Sommertagen den direkten Sonnenstrahlen von 6^h bis 18^h exponiert war. Kürzere Messungsreihen liegen noch von einer größeren Zahl anderer Pflanzen vor.

Alle Versuchspflanzen zeigen eine deutliche Tagesperiode. Dagegen kann die Saugkraftkurve — auch bei demselben Individuum an

1) Ursprung und Blum, Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1924, 63, S. 18 bis 67.

2) Ursprung und Blum, Zur Kenntnis der Saugkraft. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1916, 34, S. 551.

verschiedenen Tagen — recht verschiedene Gestalten aufweisen, unter denen in Fig. 1, drei wiedergegeben sind, zusammen mit den entsprechenden Kurven der relativen Luftfeuchtigkeit und der Lufttemperatur. Den gewöhnlichen Verlauf der Kurve, wie er im Sommer für Tage ohne stärkere atmosphärische Störungen in Freiburg charakteristisch ist, finden wir am 26. Juli 1923: Ansteigen der Saug-

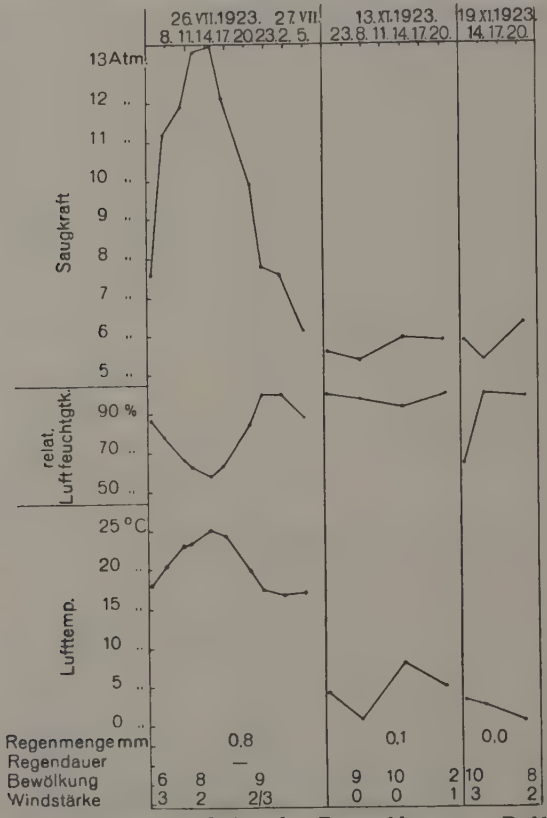


Fig. 1. Tägliche Periodizität der Zungenblüten von Bellis.

kraft vom Morgen bis um die Mittagszeit und darauf Fallen bis zum anderen Morgen. Ein abweichendes Verhalten mit fast völliger Konstanz der Saugkraft zeigt der 13. November, und eine andere Abweichung bringt der 19. November, an welchem die Mittagszeit auffallenderweise nicht das Maximum, sondern das Minimum der Saugkraft aufweist.

Für die Zurückführung der Saugkraftschwankung auf die bewirkenden Ursachen, erscheint zunächst wichtig, daß die gewöhnliche Tageskurve der Saugkraft einen ähnlichen Verlauf zeigt wie die

Transpirationskurve[1]); dies weist bereits auf Beziehungen zwischen Wasserbilanz und Saugkraft hin. Eine Bestätigung bringt ein Vergleich der Saugkraftkurve mit der Schwellungskurve: mit abnehmender Organdicke steigt die Saugkraft und umgekehrt[2]). Unsere früheren Beobachtungen zeigten, daß auch der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse ähnliche tägliche Schwankungen ausführt wie die Saugkraft, mit einem Maximum um die Mittagszeit[3]). Da die Kurven der Schwellung und des osmotischen Wertes in entgegengesetztem Sinne verlaufen, müssen sie sich gegenseitig unterstützen, so daß also die auf Volumänderungen beruhende Saugkraftschwankung durch die Änderungen des osmotischen Wertes noch gesteigert wird. Die Hauptrolle scheint die Volumänderung zu spielen, denn die tägliche Amplitude der Saugkraft steigt in der Belliskrone über 10 Atm. und kann unter günstigen Umständen bei geeigneten Versuchspflanzen sicher noch weit höhere Werte erreichen (vgl. I, 1), während der osmotische Wert, soweit bekannt[3]), innerhalb engerer Grenzen schwankt. Eine klare Einsicht ist natürlich erst möglich, wenn an demselben Organ die Schwankungen von osmotischem Wert und Saugkraft gleichzeitig verfolgt worden sind.

Die Bedeutung der Außenfaktoren für das Zustandekommen der Saugkraftkurve ist auf Grund der unter I mitgeteilten Beobachtungen festzustellen. Von den Faktoren, welche eine der Saugkraft ähnliche bzw. spiegelbildliche Tages-Periodizität aufweisen, fällt in erster Linie die Luftfeuchtigkeit auf, deren Kurve auch in Fig. 1 wiedergegeben ist. Da, wie wir unter I, 2 sahen, die Saugkraft mit abnehmender Luftfeuchtigkeit steigt, scheint die Saugkraftkurve jedenfalls qualitativ auf die Schwankungen der Luftfeuchtigkeit zurückführbar. Zellvolumen und osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse, die Komponenten, aus denen die Saugkraft sich zusammensetzt, reagieren beide, soweit bekannt, auf Abnahme der Luftfeuchtigkeit in dem Sinne, daß die Saugkraft steigen muß[4]).

Luft- und Bodentemperatur weisen ebenfalls periodische Tagesschwankungen auf, die für die Lufttemperatur aus Fig. 1 zu ersehen

1) Vgl. z. B. Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. II. Teil, S. 139ff.

2) Ursprung und Blum, Über die periodischen Schwankungen des osmotischen Wertes. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1916, **34**, S. 113, und die hier zitierte Literatur, sowie Bachmann, Studien über Dickenänderungen von Laubblättern. Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, **61**, S. 372.

3) Ursprung und Blum, l. c. S. 112.

4) Vgl. die Literatur über die Dickenänderung, sowie Bächer l. c., aber auch die Bemerkung in Ursprung und Blum, Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes, l. c. S. 18.

sind und für die Bodentemperatur am Bellisstandort in der obersten Schicht einen ähnlichen Verlauf zeigen [1]). Da aber mit sinkender Temperatur von Luft und Boden die Saugkraft ceteris paribus steigt (vgl. I, 3), kann die Erklärung nicht auf diesem Wege gesucht werden.

Auch die auf Pflanze und Boden auffallende Sonnenstrahlung kann eine deutliche tägliche Periodizität zeigen, mit einem Maximum um die Mittagszeit an wolkenlosen Tagen [1]). Trotzdem fällt sie für die Saugkraftkurve kaum in Betracht, denn einmal ist der Einfluß von Licht- und Wärmestrahlen gewöhnlich gering (vgl. I, 4), und dann beschreibt die Saugkraft ihre üblichen Schwankungen auch an völlig sonnenlosen Tagen [2]), wenn nur die Luftfeuchtigkeit entsprechend variiert (z. B. 18. IX. 1923).

Bei der Luftdruckkurve [1]) folgt schon aus der Gestalt (zwei tägliche Maxima um 10 Uhr morgens und 10 Uhr abends), daß eine Beziehung zur Saugkraft nicht zu erwarten ist, und dasselbe gilt für die Leitfähigkeit der Luft [3]).

Regen und Wind fallen nicht in Betracht, weil ihnen eine entsprechende Periodizität fehlt [4]).

Von den erwähnten Außenfaktoren ist es somit, nach den vorliegenden Kenntnissen, in allererster Linie die Luftfeuchtigkeit, welcher wir die regelmäßigen täglichen Schwankungen der Saugkraft zuschreiben müssen. Die Bedeutung der Luftfeuchtigkeit für die Saugkraft ergibt sich auch aus einer näheren Verfolgung der Gestalt beider Kurven. Wie am 26. VII. (Fig. 1), so fällt in 57 von 66 Tageskurven das Maximum der einen mit dem Minimum der anderen zusammen. Die neun Ausnahmen erklären sich meistens ohne Schwierigkeit durch Regen. Wenn, wie am 13. XI. (Fig. 1), die Luftfeuchtigkeit fast nicht variiert, bleibt auch die Saugkraft annähernd konstant. Entsprechend deckt sich das auffallende Minimum der Saugkraft um die Mittagszeit des 19. XI. mit einem ebenso auffallenden Maximum der Leuftfeuchtigkeit.

Je stärker die Luftfeuchtigkeit im Laufe eines Tages sich ändert, um so stärker ändert sich ceteris paribus (d. h. vor allem bei gleichen

---

1) Hann, Lehrbuch der Meteorologie. 3. Aufl. 1915, S. 48, 35, 182; sowie eigene Messungen.

2) Der Himmel war übrigens auch am 26. Juli stark bewölkt (Fig. 1).

3) R. Stoppel, Abhängigkeit der Schlafbewegungen von Phaseolus usw. Zeitschrift f. Bot. 1916, 8, S. 635. — Schweidler und Sperlich, Die Bewegung der Primärblätter usw. Zeitschr. f. Bot. 1922, **14**, S. 577. — Hann, l. c.; sowie mündliche Mitteilungen von Prof. Dr. Gockel, wonach im Sommer in Freiburg am Tage das Minimum auf 11—12^h, das Maximum auf 16—17^h fällt.

4) Über den Einfluß des Mondes vgl. Munro Fox, Lunar Periodicity in Reproduction. Proc. Roy. Soc. 1924, Ser. B, 95, p. 523.

Niederschlägen) auch die Saugkraft. Dies ergibt sich aus nachstehender Tabelle, in welcher für einige Bellismessungen die täglichen Amplituden von Saugkraft und Luftfeuchtigkeit einander gegenübergestellt sind. Aus der Tabelle folgt aber auch, daß durchaus keine Proportionalität vorhanden ist, und daß derselben Feuchtigkeitsamplitude von 24%, 42% und 52% recht verschiedene Saugkraftamplituden entsprechen. Die Erklärung dieser Abweichungen bringt die Regenkolonne; sie zeigt, daß dieselbe Schwankung der Luftfeuchtigkeit, wie leicht verständlich (vgl. I, 2) eine um so geringere Wirkung auf die Saugkraft hat, je größer die Bodenfeuchtigkeit ist.

Vergleichen wir (Fig. 1) am 26. VII. die Saugkraftamplitude von 5,8 Atm. mit der entsprechenden Amplitude der Luftfeuchtigkeit von 42%; vergleichen wir ferner den Laboratoriumsversuch mit derselben

Datum 1923	Tägliche Amplitude der		Summe der Regenmenge am Versuchstage und den beiden vorausgehenden Tagen in mm
	Luftfeuchtigkeit in %	Saugkraft der Bellis-krone in Atm.	
13. XI.	6,0	0,6	0,3
4. X.	24,0	1,4	17,9
26. IX.	24,0	3,8	0,1
26. VI.	37,0	2,5	5,0
27. IX.	40,0	4,3	0,1
17. IX.	42,0	4,8	9,1
26. VII.	42,0	5,8	0,8
18. IX.	48,0	4,2	12,2
10. VIII.	52,0	8,0	0,0
19. IX.	52,0	3,9	7,3
13. VII.	64,0	9,8	0,0

Bellis (I, 2c), in welchem einer Feuchtigkeitsamplitude von 40% eine Saugkraftamplitude von 6,2 und sogar 7,3 Atm. entsprach, so sehen wir, daß sich die täglichen Schwankungen der Saugkraft nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ auf die Schwankungen der Luftfeuchtigkeit zurückführen lassen.

Eine nähere Analyse führte uns früher (I, 2) zum Schlusse, daß die Luftfeuchtigkeit der Hauptsache nach nicht direkt auf die oberirdischen Organe unserer Versuchsbellis einwirkt, sondern indirekt durch Veränderung der Bodenfeuchtigkeit. Dies scheint mir auch für die Bodenkunde nicht ohne Interesse zu sein, da ich in der mir zugänglichen Literatur keine Angaben über tägliche Schwankungen im Wassergehalt des Bodens finden konnte. Bei unserer Bellis war eine Einwirkung der Leuftfeuchtigkeit auf den Boden relativ leicht, weil die Pflanzen am Rande eines erhöhten Beetes wuchsen.

Luft- und Bodenfeuchtigkeit sind jedenfalls die Hauptfaktoren, welche den Verlauf der Tageskurve der Saugkraft bedingen. Natürlich kommt es bei der „Bodenfeuchtigkeit" weniger auf den physikalischen Wassergehalt an, als auf den Widerstand, den der Boden einer ausreichenden Wasseraufnahme entgegensetzt[1]). Der Raum fehlt zu einer eingehenden Besprechung der zahlreichen Tageskurven, aus der sich weitere Aufschlüsse über den Einfluß der Außenfaktoren und über deren Wirkung auf das Zellvolumen und den osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse ergeben würden.

Erwähnt sei nur noch, daß deutliche periodische Schwankungen auch im Zimmer bei Topfkulturen sich finden (z. B. tägliche Amplitude einer Pelargoniumkrone 2,5 Atm.), und daß verschiedene Pflanzen und sogar verschiedene Teile derselben Pflanze sich recht verschieden verhalten können. Zur Illustration diene die kleine Zusammenstellung, in welcher die gleichzeitigen Messungen durch eine Klammer zusammen-

Name	Organ	Tägl. Amplitude der Saugkraft in Atm.	Datum
Diervillea	Krone	1,8	23. VI. 1923
Bellis perennis . . .	„	2,7	
Diervillea	„	2,7	28. VI. 1923
Senecio vulgaris . . .	Hüllkelch	8,5	
Campanula Medium . .	Krone	3,5	19. VII. 1923
Antirrhinum majus . .	„	5,2	
Tropaeolum majus . .	„	1,4	
„ „ . .	Laubblatt	3,1	17. IX. 1923
Bellis perennis . . .	Krone	4,7	

gefaßt sind. Die Erklärung der Abweichungen in der täglichen Saugkraftamplitude ist zum Teil in Verschiedenheiten des Standorts (speziell Luft- und Bodenfeuchtigkeit), zum Teil in Verschiedenheiten der Pflanzen und der Organe derselben Pflanze zu suchen.

Die bisher besprochenen periodischen Schwankungen beziehen sich auf die Vegetationsperiode. Während des Winters wurden Beobachtungen an den Laubblättern derselben Bellis angestellt; die erhaltenen Kurven sind aber wenig regelmäßig. Der Gründe dürften mehrere sein. Im Gegensatz zu den Blüten, die für zahlreiche Messungen von ein und demselben Köpfchen genommen werden konnten, stammten die für eine Tageskurve benötigten Blattstreifen von verschiedenen Blättern derselben Pflanze und vielfach sogar von verschiedenen Pflanzen. Die unvermeidlichen individuellen Schwankungen mußten hierbei das

1) Ursprung und Blum, Zur Kenntnis der Saugkraft V. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1921, 39, S. 139.

Bild der täglichen Periode naturgemäß trüben. Dazu gesellt sich der nicht so leicht festzustellende quantitative Einfluß der vielen Regen- und Schneefälle; besondere Schwierigkeiten bereiten nicht kontrollierte Faktoren, wie Gefrieren und Auftauen des Bodens, Ungleichmäßigkeiten in der Schneedecke usw., die bei erneuten Studien zu berücksichtigen wären.

Es wäre sehr instruktiv gewesen, in Fig. 1 auch die Kurve des Sättigungsdefizites einzuzeichnen, welche einen der Saugkraftkurve ähnlichen Verlauf zeigt. Ich habe es aber doch vorgezogen neben der

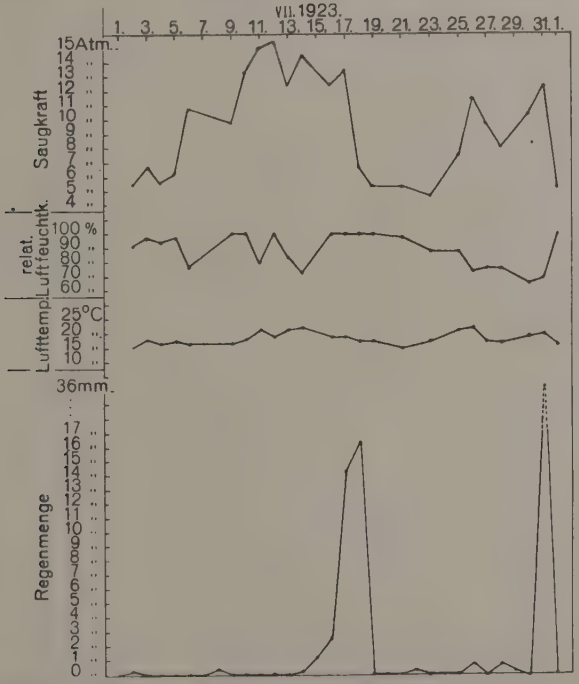


Fig. 2. Juli-Periodizität der Zungenblüten von Bellis.

Saugkraft vor allem jene meteorologischen Größen anzugeben, die direkt abgelesen wurden. Dabei blieb kein Raum mehr übrig für die Kurve des Sättigungsdefizites, die aber aus den angeführten Kurven der relativen Luftfeuchtigkeit und der Temperatur jederzeit leicht berechnet werden kann. Als Beispiel stelle ich für den 26. VII. 1923 jedem Saugkraftwert den entsprechenden Wert des Sättigungsdefizites gegenüber.

	$5^h\,45$	$7^h\,30$	10^h	12^h	$14^h\,30$	$16^h\,30$	$20^h\,30$	$22^h\,30$
Saugkraft . . .	7,7	11,2	11,9	13,3	13,5	12,2	9,9	7,8
Sättigungsdefizit .	2,2	3,9	7,0	8,0	9,7	8,1	2,6	0,0

2. Die jährliche Periodizität

wurde wiederum vornehmlich an Bellis verfolgt. Die Jahreskurve läßt sich in verschiedener Weise wiedergeben; in ausführlicher Form durch Aneinanderfügen sämtlicher Tageskurven, in gedrängter Form, indem man sich auf die Tages-, Wochen- oder gar Monatsmittel beschränkt.

Fig. 2 bringt die Schwankungen der 8 Uhr-Saugkraft der Belliskrone während des Juli 1923. Da nicht von allen Tagen gleichviel Messungen vorliegen, wurde, um vergleichbare Zahlen zu erhalten, jeweils die Saugkraft von 8 Uhr morgens eingetragen. Ein Vergleich der Kurve der Saugkraft mit derjenigen der Luftfeuchtigkeit zeigt, daß hier, im Gegensatz zur Tageskurve, keine Ähnlichkeit im Gesamtverlauf besteht. Dagegen ist eine Beziehung zum Wassergehalt des Bodens unschwer zu erkennen. Der langen Trockenperiode in der ersten Julihälfte entspricht ein immer höheres Ansteigen der Saugkraft; und wenn der Wassergehalt des Bodens auch nicht zahlenmäßig bekannt ist, so nimmt er doch zweifellos fortwährend ab, und damit wächst der Widerstand, der von der Pflanze bei der Wasseraufnahme zu überwinden ist. Das Sinken der Saugkraft erklärt sich vom 14. Juli an durch den nun einsetzenden Regen, und man sieht deutlich, wie mit zunehmender Bodenfeuchtigkeit auch die Saugkraft immer tiefer fällt. Aber weder Regen noch Luftfeuchtigkeit können verständlich machen, daß die Saugkraft schon am 13. Juli zu sinken beginnt. Die Sache blieb dunkel, bis sich in den Notizen die Bemerkung fand, daß Bellis am 13. Juli, entgegen den gegebenen Anordnungen, vom Gärtner schwach bespritzt worden war. Das abermalige Ansteigen der Saugkraft in der zweiten Julihälfte deckt sich mit einer neuen Trockenperiode und das starke Sinken am 1. August mit starkem Regenfall. Die Nebenminima vom 9. und 28. Juli sind durch vorausgehende Niederschläge verursacht.

Nachdem wir früher (I,1) gefunden hatten, daß die Saugkraft — besonders bei trockenem Boden — rasch auf einen Regen reagiert, wird es auffallen, daß am 17. Juli die Saugkraft, trotz starken Niederschlages, nicht fiel, sondern erst tags darauf. Dieses Nachhinken ist aber nur scheinbar, denn da die Saugkraftmessung in der Morgenfrühe erfolgte, der Regen aber erst später einsetzte, konnte er sich natürlich erst in der Messung vom 18. Juli bemerkbar machen.

Wie die Juli-Kurve, so erklären sich auch die Kurven der Belliskrone für die übrigen Monate. Dieselben weisen noch deutlicher darauf hin, daß ein isolierter, wenn auch starker Regen sich nicht lange bemerkbar macht, und daß eine länger dauernde Senkung der

Saugkraftkurve mit anhaltendem Regenwetter verbunden ist. Selbstverständlich ist ferner, daß die Monatsamplitude der Saugkraft nicht von der Gesamtregenmenge des betreffenden Monats abhängt, sondern von der Verteilung der Niederschläge.

Eine Übersicht über das ganze Jahr gibt Fig. 3, welche für die Bellisblüten (ausgezogene Kurve) und die Bellisblätter (gestrichelte Kurve) die Monatsmittel der Saugkraft enthält. Diese Jahreskurve

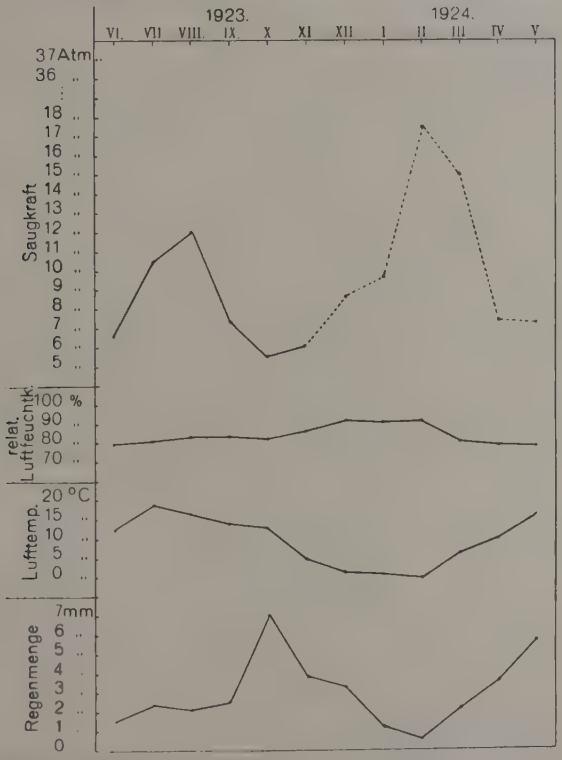


Fig. 3. Jahres-Periodizität der Blüten ——— und Blätter ---------- von Bellis.

der Saugkraft zeigt ein erstes Maximum im August und ein zweites stärkeres Maximum im Februar. Die Erklärung ergibt sich zum Teil aus der Regenkurve, welche für jeden Monat die mittlere Regenmenge enthält. So entspricht der hohen Saugkraft des Juli und August ein geringes Regenmittel, während das Saugkraftminimum im Oktober mit einem Regenmaximum zusammenfällt; bis zum Februar steigt dann die Saugkraft wieder an, während die Niederschläge abnehmen, und mit

dem erneuten Fallen der Saugkraft nimmt auch der Regen wieder zu. Manche Einzelheiten sind aber mit Hilfe der summarischen Angaben der Regenmonatsmittel nicht erklärbar. So steigt die Saugkraft vom Juni bis zum Juli bedeutend an, während unsere Regenkurve gar kein entsprechendes Verhalten zeigt. Die Sache klärt sich aber sofort auf, wenn man die detaillierte Regenkurve der Monate Juni und Juli vergleicht. Im Juli gab es (Fig. 2) nur zwei starke Regenfälle in der Mitte und am Ende des Monats, dazwischen herrschte große Trockenheit, welche die Saugkraft stark ansteigen ließ. Im Juni waren die einzelnen Regenfälle schwächer, aber viel gleichmäßiger über den ganzen Monat verteilt, so daß die Saugkraft stets tief gehalten wurde, trotz des etwas geringeren Regenmittels. In ähnlicher Weise hängt das Augustmaximum mit einer entsprechenden Verteilung der Niederschläge zusammen.

Das hohe Wintermaximum (Fig. 3) von 17,6 Atm. (das bei Verwertung auch der weniger zuverlässigen Messungen sogar auf 36 Atm. ansteigen würde) koinzidiert nicht nur mit dem Niederschlags-, sondern auch mit dem Temperaturminimum [1]). Dem letzteren dürfte eine bedeutende Rolle zukommen (vgl. I, 3), hauptsächlich wohl in dem Sinne, daß die Wasseraufnahme aus dem gefrorenen Boden sehr erschwert und daher besonders bei fehlender Schneedecke eine starke Störung der Wasserbilanz herbeigeführt wird.

IV. Die Saugkraftverteilung in verschiedenen Organen derselben Pflanze. Die Maxima und Minima der neuen Messungen.

Im allgemeinen wurden die früheren Befunde [2]) über die Verteilung der Saugkraft in der Pflanze in den Hauptzügen bestätigt. So finden wir in der Regel das Minimum in der Wurzel, das Maximum in der Blattspreite. Die Krone allerdings nimmt gewöhnlich einen Zwischenwert ein, auch dann, wenn sie viel höher inseriert ist als das Blatt. Im einzelnen stößt man dann auf mannigfache Abweichungen, für deren häufigste Typen, samt den Normalfällen, einige Beispiele zusammengestellt sind. Es wurden Fälle notiert, in welchen die Saugkräfte von Krone und Wurzel identisch waren (Drosera rotundifolia, Hieracium Pilosella. Sparganium erectum) oder wo die Epidermis des Stengels (Drosera rotundifolia) oder der Spreite

1) Die Lufttemperatur fiel im Februar bis unter — 10° C.

2) Ursprung und Blum, Besprechung unserer bisherigen Saugkraftmessungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1918. **36**, S. 599.

	Saugkraft in Atm.		
	Wurzelspitze	Blattspreite	Krone
Cardamine amara . .	3,5	11,0	6,5
Veronica officinalis . .	6,5	23,5	9,5
Sempervivum tectorum .	5,5	39,0	9,5
Lychnis Flos cuculi .	ca. 5,0	11,0	11,0
Nigritella nigra . . .	9,0	9,5	14,5
Erinus alpinus . . .	10,5	21,5	11,0
Veronica Beccabunga .	11,0	9,5	11,0

(Veronica Beccabunga) sogar etwas unter dem Wurzelwert lag[1]). Ebenso kann der Kronenwert den Spreitenwert desselben Pflanzenindividuums überragen, wie das am stärksten bei Allium Schoenoprasum (Spreite 9,0; Krone 18,0) und Nigritella nigra (Spreite 9,5; Krone 14,5) hervortrat.

Nach den Untersuchungen am Efeublatt pflegte man der Nervepidermis eine kleinere Saugkraft zuzuschreiben als der ganzen Spreite. Scheint dies auch die Regel zu sein, so fanden sich doch bereits mehrfache Ausnahmen, die weiter zu verfolgen sind, z. B. Daphne Mezereum (Nervepidermis 21,5; Spreite 14,5), Carduus defloratus (Nervepidermis 17,0; Spreite 11,0 und Nervepidermis 16,0; Spreite 15,0). Auffallend ist ferner, wie stark das Verhältnis der Blattnervepidermis zum Kronenmittel nicht nur bei verschiedenen Spezies, sondern bei derselben Art schwanken kann. Dieses Verhältnis ergab sich z. B. bei Aconitum Napellus in drei Messungen zu 11,0/16,0; 14,5/12,0; 19,5/12,5. Sehr variabel sind auch die osmotischen Beziehungen verschiedener Teile derselben Blüte zueinander.

Die nähere Verfolgung der Saugkraftverteilung, die nur kurz angedeutet werden konnte, ist von Interesse sowohl für das Problem der Wasserversorgung im allgemeinen, wie auch für das spezielle Studium jedes Einzelfalles. Jedenfalls kann auch hier nicht genug vor einem voreiligen Generalisieren und Schematisieren gewarnt werden.

An dieser Stelle seien noch die Maxima und Minima der bisherigen ca. 3000 Messungen mit der vereinfachten Methode zusammengestellt.

Wurzelmaximum von 11,0 Atm. bei Veronica Beccabunga. 11. VI. 1923.
Wurzelminimum von 1,5 Atm. bei Ranunculus flaccidus. 22. VI. 1923.

1) Dabei ist nicht zu vergessen, daß wir mit der neuen Methode nicht einzelne Zellen messen, sondern Mittel für ganze Gewebekomplexe erhalten. Die „Epidermis“ wird hier einem möglichst dünnen Flächenschnitt gleichgesetzt, dem aber auch noch einige andere Zellen anhängen dürften.

Spreitenmaximum von über 44,5 Atm. bei Campanula glomerata. 10. VIII. 1923.
(Winterwert von Efeu sogar 71 Atm.[1]) 26. II. 1924.)
Spreitenminimum von 3,2 Atm. bei Bellis perennis. 5. I. 1924.
Kronenmaximum von 34,5 Atm. bei Lotus corniculatus. 10. VIII. 1923.
Kronenminimum von 2,2 Atm. bei Geranium Robertianum. 21. IX. 1923.

V. Der Einfluß des Standortes auf die Saugkraft.

Man wird a priori geneigt sein, an trockeneren Standorten auch höhere Saugkräfte zu vermuten. Diese Erwartung scheint im großen und ganzen zuzutreffen; aber man wird sich doch darüber klar werden müssen, daß die gegenseitigen Beziehungen nicht so einfach liegen.

Bei der Wasserversorgung einer Pflanze kommt es bekanntlich weniger auf die Aufnahme oder die Abgabe an, als auf die Bilanz. Diese aber kann selbst bei geringer Absorption aufrechterhalten werden, wenn der Verbrauch entsprechend reduziert ist, und durch die Einschaltung von Wasserspeichern lassen sich Aufnahme und Abgabe zeitlich weitgehend unabhängig machen.

Die Wasserabsorption selbst hängt bei gegebenem Boden natürlich nicht nur ab von der Saugkraft der Wurzel, sondern ebensogut auch von der Größe ihrer absorbierenden Oberfläche und von ihrer Gestalt, wird doch die Leistung eines tiefwurzeligen Systems ceteris paribus oft eine ganz andere sein, als die eines flachwurzeligen. Ebenso sind es morphologische, anatomische und physiologische Momente, welche neben den Außenfaktoren die Transpiration beeinflussen.

Ferner ist nicht zu vergessen, daß die Saugkraft einer Zelle nicht nur auf physikalischem Wege von den Volumschwankungen abhängt, sondern auch in komplizierterer Weise vom Wachstum und dem osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse. Dementsprechend stellt die Saugkraft einer Zelle und noch mehr die Saugkraft eines Gewebestreifens eine Resultante dar aus zahlreichen Komponenten, unter denen der Standort wohl eine wichtige, aber keineswegs die einzige maßgebende Rolle spielt[2]).

Suchen wir nun den Einfluß des Standortes festzustellen, indem wir z. B. Alpen- und Ebenenpflanzen vergleichen, so müssen wir zunächst bedenken, daß verschiedene Spezies schon an demselben Standort in ihrer Saugkraft differieren. Aber auch bei derselben Spezies zeigen die Individuen der Alpen vielfach einen anderen Bau als die der Ebene, so daß eventuelle Saugkraftdifferenzen nicht als der reine

1) Bedarf der Nachprüfung.

2) Vgl. Ursprung und Blum, Zur Kenntnis der Saugkraft V. Ber. d. deutsch bot. Ges. 1921, 34, S. 139.

Ausdruck der Standortsdifferenzen betrachtet werden dürfen. Und endlich weist sogar dasselbe Individuum an demselben Standort tägliche und jährliche Saugkraftschwankungen auf. „Ceteris paribus" messen wir die Saugkraft also nur dann, wenn wir dasselbe Individuum gleichzeitig an verschiedenen Standorten untersuchen. Im Gegensatz zu dieser unerfüllbaren Forderung konnte es sich in der Praxis zunächst nur darum handeln, möglichst viele Pflanzen an möglichst verschiedenen Standorten zu messen zu versuchen. Mehr war im ersten Sommer nicht zu erreichen. Aus dem auf diese Weise erhaltenen Zahlenmaterial wurden nun ausgezogen:

a) die gleichzeitigen Messungen derselben Spezies an verschiedenen Standorten.
b) alle Messungen derselben Spezies an verschiedenen Standorten.
c) die Saugkraftmittel aller, an einem bestimmten Standort gemessenen Pflanzen.

Die Resultate der Gruppe a sind natürlich die zuverlässigsten; sie sind aber auch am wenigsten zahlreich, da die Forderung gleichzeitiger Untersuchung im allgemeinen um so schwieriger zu erfüllen ist, je weiter die Standorte der Versuchspflanzen auseinander liegen.

Eine größere Serie von Messungen liefert Gruppe b; infolge der periodischen Schwankungen sind diese zu verschiedenen Zeiten ausgeführten Untersuchungen jedoch nur dann wirklich vergleichbar, wenn es gelingt, sie auf dieselbe Zeit umzurechnen. Eine solche Umrechnung ist aber gegenwärtig nicht möglich, da wir die Jahreskurve der Saugkraft nur für Bellis kennen. Wir haben uns nun vorläufig in der Weise geholfen, daß wir zu jedem Saugkraftwert der Gruppe b den entsprechenden (d. h. gleichzeitig gemessenen) Wert unserer Gartenbellis aufsuchten und mit ihm verglichen. Als Beispiel führe ich einige Messungen von Taraxacum in Wiese und Moor an. Der Vergleich geschieht durch die folgende Gegenüberstellung, in welcher die runden

Taraxacum officinale: (1) Kulturwiese $\left\{\begin{matrix} -60\,\% \\ 3{,}5\ \text{Atm.} \\ [8{,}7\ \text{Atm.}] \end{matrix}\right.$ $\left.\begin{matrix} -1\,\% \\ < 8{,}8\ \text{Atm.} \\ [8{,}9\ \text{Atm.}] \end{matrix}\right\}$ Moor relat. trocken (9)

Klammern die Anzahl der Messungen, die eckigen Klammern die entsprechenden Belliswerte angeben; die Prozente endlich deuten an, um wie viel die Saugkraft von Taraxacum kleiner (—-Zeichen) oder größer (+-Zeichen) ist als die gleichzeitige Saugkraft der Kontrollbellis. Eine Taraxacummessung auf der Kulturwiese ergab also 3,5 Atm. (entsprechender Belliswert = 8,7 Atm.); neun Messungen auf dem Moor ergaben im Mittel 8,8 Atm., (Mittel der entsprechenden neun Belliswerte = 8,9 Atm.), 3,5 ist um 60% kleiner als 8,7; 8,8 ist um 1% kleiner als 8,9.

Die Vergleiche a und b sind nur auf Pflanzen anwendbar, die an beiden Standorten vorkommen; sie müssen daher vielfach auf wenige Spezies beschränkt bleiben und schließen gerade die charakteristischsten, einem bestimmten Standort eigentümlichen Arten aus. Diese Lücke sucht Vergleich c auszufüllen, welcher wiederum auf die entsprechenden Belliswerte Bezug nimmt.

Da sich die meisten Messungen auf die Blumenkrone beziehen, und der verfügbare Raum nur wenige Zahlen mitzuteilen erlaubt, beschränke ich mich in den folgenden Vergleichen, wo nichts Gegenteiliges bemerkt ist, auf die Kronenwerte.

1. Vertorfte und nicht vertorfte, offene Standorte der Ebene.

Unter „vertorft" sind die verschiedenen Stellen eines Torfmoores zusammengefaßt, unter „nicht vertorft" alle später angeführten Standorte der Ebene, mit Ausnahme des Waldes, in welchem die Kräuter nicht „offen" stehen, sondern durch Bäume geschützt sind. Zur weiteren Erläuterung der Darstellung der Versuchsresultate sei noch bemerkt, daß hier Gruppe a aus 10 Messungen besteht an vier verschiedenen Arten, Gruppe b für den nicht vertorften Standort aus 20 Messungen an 10 Arten, für den vertorften Standort aus 41 Messungen an 10 Arten.

a) (10) Standort nicht vertorft 12,1 Atm. $<$ 12,9 Atm. Standort vertorft (10)

b) (20) Standort nicht vertorft $\left\{\begin{array}{cc} +13\,\% & +38\,\% \\ 12{,}2\ \text{Atm.} & < 13{,}0\ \text{Atm.} \\ [10{,}8\ \text{Atm.}] & [9{,}4\ \text{Atm.}] \end{array}\right\}$ Standort vertorft (41)

c) (95) Standort nicht vertorft $\left\{\begin{array}{cc} -1\,\% & -10\,\% \\ 9{,}6\ \text{Atm.} & > 9{,}3\ \text{Atm.} \\ [9{,}7\ \text{Atm.}] & [10{,}3\ \text{Atm.}] \end{array}\right\}$ Standort vertorft (76)

Die beiden ersten Vergleichsreihen ergeben die Saugkraft auf vertorftem Substrat etwas höher, die dritte etwas tiefer. Aus a folgt das direkt, aus b und c am besten unter Berücksichtigung der Prozentzahlen. Die Differenzen sind aber gering, so daß sie bei einer etwas größeren oder kleineren Zahl von Messungen möglicherweise verschwinden oder sich umkehren können. Zur Illustration greife ich aus Gruppe b drei Fälle heraus, welche zeigen, daß bei derselben Spezies die Saug-

Taraxacum officinale: (1) Kulturwiese $-60\,\% < -1\,\%$ Moor, rel. trocken (9)
Linaria vulgaris: (2) Bahngeleise $+3\,\% > -59\,\%$ Moor, rel. feucht (1)
Frangula Alnus: (1) Waldrand $+57\,\% = +57\,\%$ Moor (1)

kraft auf nicht vertorftem Substrat gleich, größer und kleiner sein kann als auf Torf. Das Studium aller Einzelfälle von a und b ergibt, daß sich der höhere Moorwert fast stets leicht auf größere physikalische Trockenheit zurückführen läßt. Daß aber die Saugkraft einer Spezies auf trockenem Boden höher wird, ist — wie wir noch sehen werden —

eine allgemein zu beobachtende Erscheinung. Natürlich kommt es bei gegebenem Wassergehalt des Bodens auch noch auf die Kraft an, mit der seine Teilchen das Wasser anziehen, ebenso kann der Sauerstoffgehalt des Substrats eine Rolle spielen (vgl. I, 6).

Endlich seien aus Gruppe c noch zwei submerse (exklusive Blüten) Pflanzen herausgegriffen, die eine aus torffreiem, die andere aus Torfwasser. Die Prozentzahlen geben wieder die Kronenwerte im Vergleich

Ranunculus flaccidus aus torffreiem Wasser: — 53 %.
Utricularia vulgaris aus Torfwasser: — 64 %.

zu Bellis. Von einer physiologischen Trockenheit des Substrats, die hier doch wohl ziemlich rein hätte zum Ausdruck kommen können, ist ebenfalls nichts zu sehen. Auch unsere Befunde sprechen somit gegen Schimper[1]).

Eine Bestätigung und Erweiterung dieser Befunde bringt der

2. Vergleich verschiedener Stellen des Torfmoores.

Es wurden untersucht Pflanzen in Torfwasser ganz submers (exklusive Blüte), nur mit Stengelbasis in Torfwasser, Pflanzen auf relativ feuchtem und relativ trockenem Torfboden.

a) (1) in Torfwasser mit Stengelbasis 12,5 Atm. < 17,0 Atm. auf rel. trockenem Torf (1)
a) (5) rel. feuchter Torf 9,5 Atm. < 10,0 Atm. rel. trockener Torf (5)

b) (14) rel. feuchter Torf $\left\{\begin{matrix} -6\,\% & +10\,\% \\ 8{,}3\ \text{Atm.} & < 9{,}9\ \text{Atm.} \\ [8{,}8\ \text{Atm.}] & [9{,}0\ \text{Atm.}] \end{matrix}\right\}$ rel. trockener Torf (26)

b) (4) in Torfwasser mit Stengelbasis $\left\{\begin{matrix} +6\,\% & +41\,\% \\ 11{,}0\ \text{Atm.} & < 15{,}6\ \text{Atm.} \\ [10{,}4\ \text{Atm.}] & [11{,}1\ \text{Atm.}] \end{matrix}\right\}$ Torfboden (5)

Von den einzelnen Spezies, welche die Gesamtresultate der Gruppe b ergeben haben, sei Ranunculus repens noch gesondert angeführt:

(1) rel. feuchter Torf $\left\{\begin{matrix} -20\,\% & +51\,\% \\ 6{,}0\ \text{Atm.} & < 11{,}0\ \text{Atm.} \\ [7{,}5\ \text{Atm.}] & [7{,}3\ \text{Atm.}] \end{matrix}\right\}$ rel. trockener Torf (6)

c)

Standort	Zahl der untersuchten Arten	Saugkraft: Mittel	Saugkraft: Entsprechend. Bellis-Mittel	Vergleich mit Bellis in Proz.
In Torfwasser, ganz submers (exkl. Blüte)	1	6,0 Atm.	16,5 Atm.	— 64 %
In Torfwasser, mit Stengelbasis . . .	5	8,2 „	9,2 „	— 11 %
Auf relativ feuchtem Torf	30	9,5 „	8,7 „	+ 9 %
Auf relativ trockenem Torf	35	11,1 „	9,2 „	+ 21 %

1) Vgl. auch Stocker, Zeitschr. f. Bot. 1923, **15**, S. 39; Montfort, Zeitschrift f. Bot. 1922, **14**, S. 167.

In allen drei Versuchsreihen nimmt somit die Saugkraft zu mit der physikalischen Trockenheit des Substrates. Das Verhalten auf vertorftem Boden ist in dieser Hinsicht — wie wir noch sehen werden — dasselbe wie auf nicht vertorftem.

3. Alpen und Ebene.

Ausgeschlossen sind vom Vergleich die Wasser-, Moor- und Waldpflanzen, von denen in den Alpen keine Vertreter untersucht wurden. Die alpinen Standorte sind dieselben wie bei Meier[1]).

a) Hierher gehörende Beobachtungen fehlen.

b) (21) Ebene $\left\{\begin{array}{cc} +4\,\% & +26\,\% \\ 14{,}3\ \text{Atm.} & < 16{,}6\ \text{Atm.} \\ [13{,}8\ \text{Atm.}] & [13{,}2\ \text{Atm.}] \end{array}\right\}$ Alpen (15)

c) (77) Ebene $\left\{\begin{array}{cc} +4\,\% & -11\,\% \\ 10{,}7\ \text{Atm.} & > 13{,}7\ \text{Atm.} \\ [10{,}3\ \text{Atm.}] & [15{,}4\ \text{Atm.}] \end{array}\right\}$ Alpen (117)

Eine deutliche Saugkraftdifferenz zwischen Alpen und Ebene ist also aus unseren Versuchen nicht nachweisbar; nach b sind die Alpenwerte etwas höher, nach c etwas tiefer, wenn man die maßgebenden Prozentzahlen berücksichtigt. Es wäre lehrreich, das Verhalten der einzelnen Pflanzen kennen zu lernen. Da dies aus Raummangel nicht möglich ist, greife ich aus b drei Einzelfälle heraus, welche immerhin einen gewissen Einblick in das Zustandekommen des Gesamtresultates geben.

Saxifraga aizoides: (1) Ebene, sonniger Fels $\left\{\begin{array}{cc} +14\,\% & -46\,\% \\ 8{,}0\ \text{Atm.} & > 9{,}5\ \text{Atm.} \\ [7{,}0\text{Atm.}] & [17{,}7\text{Atm.}] \end{array}\right\}$ Alpen, feuchter, schattiger Fels (1)

Lotus corniculatus: (1) Ebene, Wegrand $\left\{\begin{array}{cc} -3\,\% & +42\,\% \\ 19{,}5\ \text{Atm.} & < 14{,}5\ \text{Atm.} \\ [20{,}0\ \text{Atm.}] & [10{,}2\ \text{Atm.}] \end{array}\right\}$ Alpenwiese (2)

Lotus corniculatus: (1) Ebene, Wegrand $\left\{\begin{array}{cc} -3\,\% & +168\,\% \\ 19{,}5\ \text{Atm.} & < 29{,}5\ \text{Atm.} \\ [20{,}0\ \text{Atm.}] & [11{,}0\ \text{Atm.}] \end{array}\right\}$ Humusband (1)

Saxifraga zeigt, daß nicht nur in Gruppe c, sondern auch in b Fälle mit tieferer Alpensaugkraft sich finden. Aus den Alpenwerten von Lotus — die beide am 10. VIII. 1923 gemessen wurden — ersehen wir, wie verschieden die Differenz Alpen — Ebene bei derselben Spezies an demselben Tage sein kann. Lotus läßt ferner erkennen daß die höhere Alpensaugkraft weniger durch die klimatischen als durch die edaphischen Faktoren bedingt sein wird. Denn die Exposition war an beiden alpinen Standorten dieselbe; auf dem Humusband war aber die Humusschicht bedeutend dünner und mußte daher im wasserarmen

1) J. Meier, Zur Kenntnis des osmotischen Wertes der Alpenpflanzen. Mém. Soc. frib. scienc. nat. 1916.

August 1923 rascher austrocknen als auf der Alpenwiese. Daß auch die klimatischen Faktoren mitspielen, schon dadurch, daß die stärkere Insolation und der heftigere Wind das Austrocknen des Bodens in den Alpen begünstigen, ist ja selbstverständlich.

Bei Schröter[1]) lesen wir, daß das Alpenklima für die Flora eine „lebhafte Vertrocknungsgefahr" mit sich bringt, trotz der Nebel und der hohen Niederschläge und der reichlichen Bodenfeuchtigkeit; „die Alpenflora muß sich auf starken Wasserentzug einrichten". Seit Fittings Untersuchungen an Wüstenpflanzen pflegt man bei lebhafter Vertrocknungsgefahr gerne auch eine hohe Saugkraft zu erwarten. Bei Alpenpflanzen schien diese Erwartung um so berechtigter, als Meier[2]) schon vor längerer Zeit einen höheren osmotischen Wert gefunden hatte. Trotzdem ergaben unsere Saugkraftmessungen keine höheren Alpenmittel. Wie erklärt sich das?

Der Meiersche Vergleich des osmotischen Wertes bei Grenzplasmolyse in den Alpen und in der Ebene wurde so gut durchgeführt, als das einem einzelnen Beobachter möglich war. Die „Vergleichsbellis" fehlte jedoch, und damit fehlte auch die Möglichkeit, die täglichen und jährlichen Schwankungen, deren Existenz damals übrigens kaum bekannt war, einigermaßen in Rechnung zu ziehen. Eine solche Korrektur vermag aber, wie unsere Saugkraftversuche zeigen, das Resultat hin und wieder umzukehren. Ferner muß immer wieder betont werden, daß osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse und Saugkraft zwei durchaus verschiedene Größen sind. Ein höherer osmotischer Wert kann wohl mit einer höheren Saugkraft verknüpft sein, aber er muß es nicht; man vergleiche nur das verschiedene Verhalten von Saugkraft und osmotischem Wert in der geraden Wurzelspitze und bei der geotropischen Krümmung[3]).

Zum osmotischen Wert sei noch folgendes bemerkt. Schon Meier (l. c. S. 59) hat den höheren osmotischen Wert der Alpenpflanzen auch als Schutz gegen Erfrieren gedeutet; die Arbeit von Arrhenius und Söderborg[2]) bringt also auch in dieser Hinsicht nichts wesentlich

1) Schröter, Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl., S. 96, 100.

2) J. Meier, Zur Kenntnis des osmotischen Wertes der Alpenpflanzen. Mém. de la Soc. frib. d. scienc. nat. 1916.

Recht unbefriedigend sind die Untersuchungen von Arrhenius und Söderborg, Der osmotische Druck der Hochgebirgspflanzen. Svensk Botanisk Tidskrift 1917, **11**, p. 373. Es fehlen, außer dem Vergleich mit Ebenenpflanzen, auch andere ganz elementare Dinge, so erfahren wir z. B. nicht, welches Plasmolytikum benutzt oder welche Zellen gemessen wurden. Die verschiedenen Zellen eines Blattes können aber grundverschiedene osmotische Werte besitzen.

3) Ursprung und Blum, Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. 1924, **63**, S. 20, 21, 41—98.

Neues. An der wintergrünen Alpenflora sind Schädigungen durch tiefe Kältegrade im windstillen Raum nach Schröter[1]) äußerst selten. Senn[2]) führt die Erhöhung des osmotischen Wertes bei tiefer Temperatur darauf zurück, daß der bei der Assimilation gebildete Zucker weniger in Stärke umgewandelt wird. Das Problem scheint mir aber doch komplizierter zu sein; einmal zeigen die Erhöhung nicht nur assimilierende Zellen, sondern auch chlorophyllfreie[3]), und dann ist die Natur der Stoffe, die bei der Stärkelösung und -bildung in Betracht fallen, doch vielfach noch ganz unbekannt[4]).

Wenn nun von Kennern des alpinen Pflanzenlebens einerseits die Vertrocknungsgefahr und die Notwendigkeit eines Transpirationsschutzes betont (Schröter), andererseits in der Regel eine starke Transpiration pro Flächeneinheit nachgewiesen wird (Senn) — viele Sukkulenten sind Pseudoxerophyten[5]) —, so möchte ich dazu folgendes bemerken: Worauf es im Grunde ankommt, das ist die Aufrechterhaltung der Wasserbilanz, und das kann in sehr verschiedener Weise geschehen, durch Verwendung und Kombination morphologischer, anatomischer und physiologischer Einrichtungen. So bedingt z. B. dieselbe Transpiration pro Flächeneinheit einen ganz verschiedenen Wasserverlust der Pflanze, je nach der Größe ihrer transpirierenden Oberfläche. Mit derselben Wurzelsaugkraft werden ganz verschiedene Wassermengen aufgenommen, je nach der Natur des Bodens, je nach der Gestalt des Wurzelsystems und der Größe seiner absorbierenden Oberfläche.

Senn[6]) schloß auf eine höhere Wurzelsaugkraft in den Alpen aus den schon erwähnten Versuchen Meiers und ferner aus der Beobachtung, daß die Alpenform bei einem geringeren Wassergehalt des Bodens welkt, als die Form der Ebene. Nun lassen sich die letztgenannten Versuche allerdings durch eine höhere Alpensaugkraft erklären, aber diese Erklärungsmöglichkeit ist doch nur eine von mehreren. Mit einer entsprechenden Vergrößerung der absorbierenden Wurzelfläche ist ähnliches zu erreichen und eine Verringerung der Wasserabgabe muß denselben Erfolg haben. Selbst

1) Schröter, Pflanzenleben der Alpen, 2. Aufl., S. 96, 100.

2) G. Senn, Untersuchungen über die Physiologie der Alpenpflanzen. Verh. d. schweiz. naturf. Ges. 1922, II, S. 154.

3) J. Bächer, Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1920, 37, 1. Abt., S. 63, und die hier zitierte Literatur.

4) Vgl. Anm. 3 auf S. 591.

5) Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie I, S. 85.

6) Senn, l. c.

eine Änderung der Blattstruktur, die das Welken weniger leicht erkennen läßt, kann eine Rolle spielen. Dazu gesellen sich eventuelle Verschiedenheiten in der Ausbreitung des Wurzelsystems oder des Bodenwassers, die bei demselben Gesamtwassergehalt der Topferde doch der absorbierenden Wurzeloberfläche verschiedene Wassermengen zur Verfügung stellen. Der ja auch von Senn gewünschte Vergleich der Wurzelsaugkraft in Alpen und Ebene steht immer noch aus, aber die inzwischen bekannt gewordenen Saugkraftverhältnisse der oberirdischen Teile machen hohe Wurzelwerte in den Alpen wenig wahrscheinlich.

Die Saugkraft ist nur eines von den vielen für die Wasserversorgung in Betracht fallenden Momenten. Sie gibt uns Aufschluß über die osmotischen Anstrengungen, welche die Pflanze macht, um ihre Wasserbilanz aufrechtzuerhalten. Daß wir im Sommer in den Alpen keine höheren Saugkräfte nachweisen konnten als in der Ebene, und daß somit eine höhere Saugkraft auch nicht nötig ist, kann nach unseren experimentellen Erfahrungen kaum verwundern. Denn der starke Wind und die starke Insolation bleiben auf die Saugkraft, soweit wir wissen, nahezu wirkungslos, solange der Boden genug Wasser enthält. Wie groß die Differenzen der Luftfeuchtigkeit im Sommer 1923 an unserem alpinen Standort und in der Ebene waren, wurde leider nicht notiert; sicherlich hängt aber der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Saugkraft sehr stark ab vom Wassergehalt des Bodens.

Wenn wir bisher keine höheren Saugkraftmittel in den Alpen gefunden haben, so soll damit die Möglichkeit höherer Alpenwerte keineswegs bestritten werden. Die tiefe Temperatur speziell des Bodens dürfte hier eine wichtige Rolle spielen, die in unseren Messungen vom Sommer 1923 allerdings nicht zum Ausdruck kommen konnte. Nach den früher (I, 3) mitgeteilten Beobachtungen und Versuchen wären in den Alpen relativ hohe Saugkräfte zu erwarten, wenn der gefrorene Boden nur wenig Wasser abgibt, wenn gleichzeitig heftige Winde die schützende Schneedecke entfernt haben und die Verdunstung gesteigert ist, während in der Ebene die Wasseraufnahme leicht vonstatten geht.

Weiteren Aufschluß bringt der

4. Vergleich verschiedener alpiner Standorte.

Untersucht wurden Alpenwiese, Sauerwiese, Geröll, Humusband, Felsspalte.

a) (1) Alpenwiese 14,5 Atm. < 29,5 Atm. Humusband (1)
(1) Felsspalte 21,5 Atm. < 26,5 Atm. Felsritze (1)
(1) Geröll 34,5 Atm. < 37,0 Atm. Humusband (1)
(1) Geröll 39,0 Atm. < 44.5 Atm. Felsnische (1) } Laubblätter

b) (4) Alpenwiese { − 19 % 14,6 Atm. [18,0 Atm.] < + 91 % 18,7 Atm. [9,8 Atm.] } Humusband (3)

(3) Geröll { + 20 % 13,8 Atm. [11,5 Atm.] < + 91 % 16,8 Atm. [8,8 Atm.] } Humusband (2)

Alpenwiese { + 61 % 14,5 Atm. [9,0 Atm.] < Humusband { + 82 % 22,8 Atm. [12,5 Atm.] < Felsspalte { + 87 % 21,5 Atm. [11,5 Atm.]

Felsspalte { − 9 % 14,5 Atm. [16,0 Atm.] < Gerölle { + 72 % 21,5 Atm. [12,5 Atm.] < Humusband { + 126 % 21,5 Atm. [9,5 Atm.]

Die maximale Differenz zeigte wohl Lotus corniculatus, der fast gleichzeitig auf der Alpenwiese 14,5 und im Geröll 34,5 Atm. aufwies, was einen Saugkraftunterschied von ganzen 20 Atm. bedeutet.

c)

Standort	Zahl der untersuchten Arten	Saugkraft		
		Mittel	Entsprechendes Bellis-Mittel	Vergleich mit Bellis in Proz.
Sauerwiese	2	14,3 Atm.	23,8 Atm.	— 40 %
Alpenwiese	14	13,7 „	17,1 „	— 20 %
Geröll	59	11,7 „	11,0 „	+ 6 %
Felsspalte	18	13,8 „	11,4 „	+ 21 %
Humusband	22	12,5 „	10,2 „	+ 23 %

Soweit sich der Wassergehalt des Bodens ohne spezielle Messungen beurteilen läßt, steigt die Saugkraft an mit zunehmender Trockenheit des Substrates.

Die drei Versuchsreihen ergeben zum Teil dasselbe Resultat; so ist in a, b und c die Saugkraft auf Alpenwiese und Geröll kleiner als auf dem Humusband. Aber auch gewisse Differenzen kommen vor: die Saugkraft z. B. in der Felsspalte ist bald kleiner, bald größer als auf dem Humusband und im Geröll. Die Möglichkeit solcher Unterschiede ist leicht verständlich, da je nach der speziellen Beschaffenheit des Standortes die Wasserversorgung bald auf dem Geröll schwieriger sein kann als auf dem Humusband, bald umgekehrt. Besonders große Verschiedenheiten zeigen die Felsspalten, deren Humus- und Wassergehalt stark variiert.

Die Änderung der Saugkraft der Zelle kommt zunächst meist durch Änderung der Wasserversorgung und damit des Volumens zustande; diese aber wird gewöhnlich unterstützt durch eine Änderung

des osmotischen Wertes bei Grenzplasmolyse. Die Hauptbedeutung scheint dabei der Volumänderung zuzufallen, konnten wir doch an Lotus corniculatus Saugkraftdifferenzen von 20 Atm. nachweisen, während Meier (l. c.) bei derselben Spezies und an denselben Standorten — aber allerdings zu anderer Zeit und an anderen Exemplaren — eine maximale Schwankung des osmotischen Wertes von nur 5 Atm. gefunden hatte.

5. Vergleich verschiedener torffreier Standorte der Ebene.

Die wichtigsten Standorte, nach ihrer Bodenfeuchtigkeit angeordnet, sind: Wasser, geschlossener feuchter Mischwald, Waldrand, Bahngeleise und Wegrand, Mauer, Felsblock und Felswand. „Standort feucht" bezieht sich im folgenden in erster Linie auf relativ großen Wassergehalt des Bodens, mit dem aber meist auch größere Luftfeuchtigkeit verbunden ist.

a) (11) Standort relativ feucht 6,0 Atm. $<$ 8,2 Atm. Standort relativ trocken (11)

Aus dieser Gruppe gleichzeitig gemessener Pflanzen, mögen zwei Einzelfälle Erwähnung finden, welche den Einfluß von Luft- und Bodenfeuchtigkeit deutlich zeigen.

Taraxacum officinale: Gartenwiese 5,5 Atm. $<$ 9,8 Atm. trockener Gartenweg. Blattepidermis des Mittelnervs.

Chelidonium majus, Krone: dichte Hecke 5,5 Atm. $<$ 9,5 Atm. Mauer.

b) (32) Standort relativ feucht $\left\{\begin{array}{cc} -34\,\% & +5\,\% \\ 6{,}2\text{ Atm.} & < 11{,}7\text{ Atm.} \\ [9{,}4\text{ Atm.}] & [11{,}1\text{ Atm.}] \end{array}\right\}$ Standort relativ trocken (26).

Auch hier seien zwei Einzelfälle erwähnt.

Chrysanthemum Leucanthemum: feuchter Sand $\left\{\begin{array}{cc} -44\,\% & +10\,\% \\ 4{,}5\text{ Atm.} & < 16{,}0\text{ Atm.} \\ [8{,}0\text{ Atm.}] & [14{,}5\text{ Atm.}] \end{array}\right\}$ Felsblock expon.

Convolvulus sepium: Waldrand $\left\{\begin{array}{cc} -66\,\% & +91\,\% \\ 3{,}8\text{ Atm.} & < 15{,}3\text{ Atm.} \\ [11{,}3\text{ Atm.}] & [8{,}0\text{ Atm.}] \end{array}\right\}$ Felswand expon.

c)

Standort	Zahl der untersuchten Arten	Saugkraft der Krone: Mittel	entsprechendes Bellis-Mittel	Vergleich mit Bellis in Proz.
Wasser, ganz submers (exkl. Blüte)	1	4,0 Atm.	8,5 Atm.	53 %
Wald in Pérolles	21	6,9 „	10,6 „	— 35 %
Stengelbasis in fließendem Wasser	6	6,1 „	8,8 „	— 31 %
Stengelbasis in stehendem Wasser	8	5,9 „	7,9 „	— 25 %
Waldrand in Pérolles	22	8,3 „	10,4 „	— 20 %
Waldrand in Garmiswil	3	10,5 „	11,7 „	— 10 %
Bahngeleise und Wegrand	33	11,3 „	12,6 „	— 10 %
Mauer und Felsblock	7	12,0 „	12,7 „	— 6 %
Molassefels	4	9,9 „	8,9 „	+ 11 %
Flußsand, trocken	7	8,6 „	7,6 „	+ 13 %
Waldlichtung in Garmiswil	4	14,6 „	9,5 „	+ 54 %

Zunächst ersieht man aus a und b, daß auch hier wieder dem trockeneren Standort eine höhere Saugkraft entspricht. Die angeführten Beispiele sind zum Teil recht instruktiv. Dieselbe Regel läßt sich im großen und ganzen auch aus c erkennen: Leichtverständlich ist, daß die Saugkraftminima bei den Submersen sich finden, und daß auch die übrigen Wasserpflanzen sowie die Kräuter des geschlossenen Waldes geringe Werte aufweisen. Auffallend sind dagegen die negativen Prozentzahlen an Standorten wie Mauer, Felsblock, Bahngeleise, die man für trockener halten wird als die, wenn auch nicht begossene Gartenerde. Der Grund hierfür ist ein doppelter; er liegt in der Wahl der Vergleichspflanze und in der speziellen Beschaffenheit der Pflanzen, welche die genannten trockenen Standorte besiedeln. Daß die Vergleichsbellis am Rande eines erhöhten Gartenbeetes wuchs, dessen Erde auch seitlich durch Verdunstung Wasser verlor und daher im Sommer 1923 recht trocken werden mußte, wurde schon erwähnt. Die Pflanzen der trockenen Stellen waren aber durch tiefgehende Wurzeln und andere zum Teil noch ungenügend bekannte Einrichtungen vor allzu starken Störungen ihrer Wasserbilanz geschützt.

Kurz erwähnen möchte ich noch die untergetauchten Organe, die ich nach eingehenderer Untersuchung später in anderem Zusammenhange behandeln zu können hoffe. Höfler[1]) meint, es sei „klar, daß für submerse Wasserpflanzen der vollturgeszente Zustand der normale sein muß“. Tatsächlich haben wir bei den bisherigen Messungen, deren Zahl allerdings noch nicht sehr groß ist, stets positive Saugkräfte gefunden; auch dann, wenn die betreffende Pflanze gar keine an die Luft grenzende Organe besaß. Ich führe im folgenden aus den vorliegenden Blattmessungen die zurzeit bekannten Minima an. Dabei ist zu bedenken, daß die Untersuchung nach der vereinfachten Methode erfolgte,

Potamogeton crispus,	22. VI. 1923, 8^h:	4,5 Atm.
Elodea canadensis,	28. II. 1924, 9^h:	4,0 „
Ranunculus flaccidus,	22. VI. 1923, 8^h:	4,5 „
Myriophyllum verticillatum,	15. VI. 1923, 9^h:	4,5 „

daß es sich also um Mittelwerte ganzer Blattstreifen handelt. Es sei aber auch bemerkt, daß Streifen aus der Krone von Convolvulus sepium eine Saugkraft zeigten, die jedenfalls < 1 Atm. war, vielleicht sogar bei 0 lag, nachdem die Krone einige Stunden unter Wasser gelegen hatte. Die Sache soll genauer verfolgt werden, wobei auf den Mechanismus der Wasserversorgung, das Wachstum, die Gewebespannung,

1) Höfler, Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1920, 38, S. 296.

die Assimilation und die übrigen den osmotischen Wert beeinflussenden Faktoren zu achten ist.

Anschließend sei noch bemerkt, daß in jungen Sägemehlkulturen von Mais, welche deutliche Guttation zeigten, die Saugkraft der Blätter 5,6 Atm., die der Wurzeln 4,8 Atm. betrug. An ähnlichen Exemplaren, die keine Guttation erkennen ließen, ergab sich die Saugkraft der Blätter zu 5,6 Atm., die der Wurzeln zu 4,4 Atm. Auch hier handelt es sich um Mittelwerte aus verschiedenen Geweben, die sich bei der Wurzel auch auf die Wachstumszone erstreckten.

VI. Die Saugkraft einzelner Arten.

„Die Feuchtigkeit ist der große Regulator des Pflanzenlebens. Die Pflanzengesellschaften reagieren am stärksten auf Änderungen im Feuchtigkeitsgehalt des Bodens“ [1]). Bei der Bedeutung der Wasserversorgung einerseits und ihrer Beziehung zur Saugkraft andererseits scheint die Ausdehnung der Saugkraftstudien auf die einzelnen Arten wünschenswert. Dabei ist mit isolierten Einzelmessungen allerdings wenig anzufangen; das folgt schon aus den periodischen Schwankungen, die zwischen ganz verschiedenen Grenzen verlaufen können, was zum Teil von der Spezies und zum Teil vom Standort abhängt. So ergaben sieben verschiedene Messungen von Ranunculus repens an derselben Moorstelle sieben verschiedene Saugkraftwerte zwischen 7,5 und 13,5 Atm., was beim Vergleich mit der Kontrollbellis —21 % und +125 % entsprach. Wir werden also die periodischen Schwankungen an einem bestimmten Standort, das Verhalten an verschiedenen Standorten, wie überhaupt die Gesamtamplitude oder Variationsbreite der Saugkraft einer Art zu untersuchen haben. Und diese Resultate werden um so wertvoller sein, je mehr gleichzeitige Parallelmessungen bei verschiedenen Arten sie enthalten. Aber auch der schon früher begonnene Vergleich verschiedener Organe desselben Pflanzenindividuums und verschiedener Zellen desselben Organs wird auf weitere Spezies auszudehnen sein. Daß dabei noch weitere Momente in Betracht fallen können, zeigt z. B. die Beziehung zwischen Saugkraft und Wachstum, die in der Wurzelspitze und bei geotropischen Krümmungen deutlich zum Ausdruck gelangt.

Unter den etwas genauer verfolgten Arten sei Geranium Robertianum herausgegriffen, als Beispiel für niedrige Saugkraftwerte, selbst bei starker Trockenheit. In der folgenden Tabelle ist für jede Messung von Geranium die zugehörige, d. h. gleichzeitige

1) C. Schröter, Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl., S. 126.

Datum		Saugkraft der Krone	
		Geranium Robertianum	Vergleichs-Bellis
2. X. 1923, 14h	unter Pinus, Krone u. Boden feucht	2,5 Atm.	9,9 Atm.
17. X. 1923, 9h	schattiger Wald	4,0 „	6,0 „
12. VI. 1923, 16h	„ „	4,5 „	10,0 „
25. VI. 1923, 14h	„ „	5,5 „	9,6 „
25. VI. 1923, 14h	Zementblock	5,5 „	9,6 „
12. VII. 1923, 9h	schattiger Wald	6,0 „	16,5 „
2. X. 1923, 14h	Mauer, schwacher Regen	6,0 „	9,9 „
13. VII. 1923, 14h	Mauer	7,0 „	23,5 „
12. VII. 1923, 9h	„	8,0 „	16,5 „
1. X. 1923, 2h	„	9,0 „	11,1 „

Saugkraft der Vergleichsbellis im Garten angegeben. Während Geranium zwischen 2,5 und 9,0 Atm. schwankt, bewegt sich Bellis zwischen 6,0 und 23,5 Atm. Dem Bellismaximum von 23,5 Atm. vom 13. Juli entspricht ein Geraniumwert von nur 7,0 Atm., obschon die Wasserversorgung des Geranium aus der Mauerritze, soweit sich das ohne Zerstörung der Mauer beurteilen ließ, bedeutend schwieriger war, als die von Bellis aus dem Gartenbeet, und obschon Geranium an der Süd-Mauer einen weit exponierteren Standort hatte. Bei dem auf einem Zementblock in sehr wenig Erde wachsenden Exemplar, konnte das Nichteindringen der Wurzel in den Boden mit Sicherheit festgestellt werden.

Während Geranium an der Südmauer das Maximum von 9 Atm. aufwies, zeigte die Krone von Stellaria aquatica am Wegrand 17,0 Atm., die Krone von Linaria Cymbalaria an einer Ost-Mauer 16,0 Atm., die Krone von Convolvulus sepium an einer Süd-Mauer 14,5 Atm. und von Saponaria officinalis, die neben Geranium wuchs, aber im Boden wurzelte — und offenbar leichter Wasser aufnehmen konnte — 12,5 Atm. Während Geranium im Waldesschatten 4,5 Atm. aufwies, betrug die Saugkraft in der Krone eines benachbarten Phyteuma spicatum gleichzeitig über 8 Atm.

Dasselbe Resultat ergibt sich beim Vergleich eines alpinen G. Robertianum mit anderen Pflanzen desselben Standortes. Dies zeigt die nachstehende Tabelle, aus welcher ferner hervorgeht, daß G. silvaticum ein ähnliches Verhalten zu besitzen scheint wie

31. VII. 1923, 17h	Geröll	Geranium Robertianum	7,5 Atm.
31. VII. 1923, 17h	„	Geranium silvaticum	6,5 „
31. VII. 1923, 12h	„	Campanula rotundifolia	17,0 „
31. VII. 1923, 11h	„	Biscutella levigata	14,5 „
31. VII. 1923, 9h	„	Linaria alpina	13,5 „
31. VII. 1923, 8h	„	Erinus alpinus	13,5 „

Robertianum, was zum Studium weiterer Vertreter dieser Gattung anregt.

Im Gegensatz zu diesen Geranien mit relativ tiefen Saugkräften seien im folgenden noch einige Arten mit relativ hohen angeführt.

13. VIII. 1923, 11h	Alpenwiese	Doronicum grandiflorum	Krone	24,5 Atm.
13. VIII. 1923, 11h	„	Bellis perennis	„	12,0 „
30. VII. 1923, 10h	Geröll	Helianthemum nummul.	„	17,0 „
30. VII. 1923, 10h	„	Gentiana lutea	„	8,5 „
3. VIII. 1923, 8h	Humusband	Dianthus Carthusianorum	Blatt	44,5 „
3. VIII. 1923, 12h	„	Erigeron alpinus	„	21,5 „
4. VIII. 1923, 10h	Felsspalte	Amelanchier ovalis	„	44,5 „
4. VIII. 1923, 11h	„	Sedum album	„	8,0 „
9. VIII. 1923, 10h	Geröll	Melampyrum silvaticum	„	44,5 „
9. VIII. 1923, 6h	„	Vaccinium Myrtillus	„	18,0 „

Jeder dieser Arten ist eine andere, möglichst gleichzeitig gemessene mit niedrigerer Saugkraft beigefügt. Die Differenzen sind, wie man sieht, schon bei den Blüten, und noch mehr bei den Laubblättern ganz bedeutende. Während die Saugkraft bei Amelanchier auf 44,5 Atm angestiegen ist, beträgt sie bei Sedum nur 8 Atm.

Scheinen also die Saugkraftstudien wertvolle Aufschlüsse zu versprechen, so wird man doch andererseits ihre Leistungsfähigkeit nicht überschätzen dürfen. Es ist ja klar, daß die Saugkraft nur ein Glied einer Kette ist, in welcher morphologische, anatomische und andere physiologische Eigenschaften ineinander greifen.

Fakultative Parthenogenesis beim Hopfen (Humulus Lupulus).

Von **R. Wettstein**, Wien.

Mit 1 Abbildung im Text.

A. Kerner teilte 1898 einen Fall von wahrscheinlicher apomiktischer Samenentwicklung bei Humulus Lupulus mit[1]). Die Annahme, daß es sich um Apomixis handle, stützte sich auf die äußeren Umstände, unter denen die Samen- resp. Fruchtbildung erfolgte. Die Früchte fanden sich in den Fruchtständen einer weiblichen Pflanze, welche an der Südseite eines Landhauses im Tiroler Gschnitztale bei 1200 m an einer Stelle gepflanzt war, welche von dem nächsten Standorte von Humulus etwa eine halbe Gehstunde entfernt und von diesem durch ein mit Wald bestandenes Gelände und das Haus selbst getrennt war. Die Aussaat der vermutlich apomiktisch entstandenen Früchte ergab durchaus weibliche Pflanzen.

Der von Kerner angeführte Fall wurde in der Literatur mehrfach erwähnt[2]); mit Recht wurde dabei zumeist darauf hingewiesen, daß eine genauere Untersuchung wünschenswert wäre. Vollständig ablehnend gegen die Annahme, daß bei Humulus Lupulus apomiktische Samenbildung vorkommt, verhielten sich insbesondere Braungart[3]) und Tournois[4]). Ersterer stützte sich dabei hauptsächlich auf die beobachteten Beziehungen zwischen Fruchtbildung und der örtlichen Verteilung männlicher und weiblicher Pflanzen sowie auf die zeitlichen Beziehungen des Aufblühens weiblicher und männlicher Individuen; letzterer beschränkte sich nicht auf analoge Beobachtungen, sondern prüfte die Möglichkeit apomiktischer Samenbildung durch

1) Kerner, A., Pflanzenleben, 2. Aufl., Bd. 2, 1898, S. 419.

2) Vgl. Kirchner, O., Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Jahresb. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg, Bd. 61, 1905. — Winkler, H., Über Parthenog. u. Apogamie im Pflanzenreich. Progr. rei bot. II, 1908. — Fruwirth, C., Die Züchtung d. landw. Kulturpfl., 2. Aufl., Bd. III, 1910. — Tischler, G., Über d. Entw. d. Samenanl. in parthenok. Angiospermen. Jahrb. f. wissensch. Bot. LII, 1913, S. 68. — Wettstein, R., Handb. d. syst. Bot., 2. Aufl., 1911, S. 505.

3) Braungart, R., Der Hopfen aller hopfenbauenden Länder usw. Leipzig-München 1901.

4) Tournois, J., Études sur la sexualité du Houblon. Ann. d. sc. nat., 9. Sér. Bot. 1914, Tome XIX.

Isolierung der weiblichen Infloreszenzen und durch rechtzeitiges Entfernen der Narben derselben. Auch Salmon und Amos[5]) schlossen sich der Meinung Braungarts an.

Bei dieser Sachlage glaubte ich, die Kernerschen Angaben nachprüfen zu sollen, um so mehr, als ich die Versuchspflanze Kerners genau kenne; die nachstehenden Mitteilungen beziehen sich daher auf dasselbe Material, mit dem dieser arbeitete. Ich will nicht leugnen, daß ich ursprünglich an die Nachuntersuchung in der Annahme herantrat, daß Kerner irgendein Irrtum unterlief, und daß es darum wünschenswert wäre, die schon mehrfach in die Literatur übergegangene Angabe zu korrigieren. Was zunächst die Pflanze, die zu den Beobachtungen Anlaß gab, betrifft, so ist den eingangs erwähnten Mitteilungen Kerners nicht viel hinzuzufügen. Es handelt sich um ein weibliches Exemplar des wildwachsenden Humulus Lupulus, also nicht einer der Kulturrassen, welches in den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts an seinen heutigen Standort verpflanzt wurde. Ein männliches Exemplar befindet sich nicht in der Nähe. Der Standort ist, wie schon erwähnt, von dem nächsten Standorte eines wildwachsenden Hopfens etwa $2^1/_2$ km entfernt und derart situiert (gegen die in Betracht kommende Windrichtung durch einen größeren Baumbestand, ein Haus und zudem durch eine Mauerböschung gedeckt), daß eine Belegung der Narben durch Pollenkörner von Humulus höchst unwahrscheinlich ist. Ich kenne die Umgebung des Standortes durch einen fast 40jährigen Sommeraufenthalt so genau, daß ich bestimmt sagen kann, daß sich in der Nähe kein männliches Exemplar befindet; auch die von Tournois erwähnten sonstigen Fehlerquellen treffen nicht zu, da der Hopfen in dem in Betracht kommenden Gebiete nirgends gebaut wird.

Trotzdem mußte natürlich zunächst jeder Zutritt von Pollenkörnern experimentell ausgeschlossen werden. Dabei ergaben sich dieselben Schwierigkeiten, welche schon Tournois erwähnt. Jede Art von Umhüllung der weiblichen Infloreszenzen mit einer dichten papierartigen Hülle erwies sich als unzweckmäßig, da die lange Dauer des Versuches die Entwicklung der Infloreszenzen ungünstig beeinflußte. Besser gelang der Einschluß der weiblichen Infloreszenzen in Glaszylinder von entsprechender Weite (vgl. Abbildung), wobei die Öffnungen des Zylinders mit Plankonnetzgaze verschlossen wurden. Auch bei dieser Versuchsanstellung ergaben sich Mißerfolge, insbesondere infolge des

1) Salmon and Amos, On the value of male hop. Journ. of the Inst. of brewing, XIV, 1908.

Umstandes, daß innerhalb der Glaszylinder sich Aphiden abnorm stark entwickelten. Doch gelang in den Jahren 1906 und 1907 eine größere Anzahl derartiger Versuche, besonders, wenn ich nach dem vollständigen Vertrocknen der Narben, also in einem Zeitpunkte, in welchem eine Befruchtung nicht mehr stattfinden konnte, die Glaszylinder entfernte. Die sich ausbildenden Fruchtzapfen blieben kleiner als die normal bestäubten, reiften aber im übrigen gut aus; von 33 eingeernteten Fruchtzapfen enthielten 9 keine Früchte, dagegen 24 Früchte in wechselnder Zahl, 2—14 in einem Zapfen. Die Deckblattstipeln[1]) der Teilinfloreszenzen waren viel kleiner geblieben als in normal fruchtenden Zapfen, doch erfuhren die Bracteen der Blüten, welche Früchte lieferten, eine bedeutende Vergrößerung, so daß schon äußerlich am Zapfen der Sitz der ausgebildeten Früchte erkennbar war.

Die Untersuchung der Früchte zeigte eine vollkommen normale Ausbildung, sie enthielten vollständig normale Samen, es lag also nicht Parthenokarpie vor. Die Samen waren keimfähig, und ich erzielte aus denselben im Wiener botanischen Garten in den kommenden Jahren insgesamt 40 Pflanzen, von denen alle, die weiterkultiviert wurden, sich als weiblich erwiesen.

Damit waren die Kernerschen Angaben im wesentlichen bestätigt.

Es handelte sich nun darum, etwaige weitere Einwände zu prüfen und zu untersuchen, welche Art von Apomixis vorliegt.

Einen möglichen Einwand betrifft natürlich das eventuelle abnorme Auftreten von männlichen Blüten oder wenigstens von einzelnen Staubgefäßen oder Antheren in den weiblichen Blüten, wie ein solches ja bekanntlich schon in anderen Fällen bei scheinbarer Apomixis sich als aufklärend erwiesen hat. Tatsächlich sind männliche Blüten oder deren Teile auf weiblichen Pflanzen von Humulus und umgekehrt schon oft beobachtet worden[2]).

1) Vgl. u. a. Goebel, K., Organographie, 2. Aufl., 1923, S. 1401.

2) Vgl. z. B. Brunotte, F., Sur une liane de Houblon hermaphrodite. Rev. gén. de Bot. XVII, 1905. — Figdor, W., Übergangsbildungen von Pollen- und

Ich habe deshalb die Infloreszenzen der Versuchspflanze wiederholt, nicht bloß in den erwähnten Versuchsjahren, auf das sorgfältigste daraufhin untersucht, aber niemals eine solche Abnormität feststellen können.

Damit war zunächst das Vorkommen einer wenigstens fakultativen Apomixis bei Humulus Lupulus sichergestellt. Ich betone „fakultativ", weil es sich natürlich nur um ein gelegentliches Vorkommen handeln kann, da ja der normale Bestäubungs- und Befruchtungsvorgang sichersteht. Es fragt sich nun, welche Art von Apomixis vorliegt.

Der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung stellten sich insofern große Schwierigkeiten in den Weg, als stets nur einzelne oder wenige Samenanlagen in einer Infloreszenz sich apomiktisch weiterentwickeln und diese nicht als solche im voraus kenntlich sind. Nucellarembryonenbildung liegt nicht vor; ich habe zusammen mit meinem ehemaligen Assistenten Dr. H. Sommerstorff im Jahre 1913 eine sehr große Anzahl von Samenanlagen untersucht; dieselben zeigten stets den normalen Bau[1]), von Nucellarembryonenbildung war nichts zu sehen; auch wurde eine solche von keinem der anderen Untersucher beobachtet. Immer befand sich die Anheftungsstelle des jungen Embryo an der Stelle, an der früher die Eizelle lag, so daß kaum daran zu zweifeln ist, daß er aus der Eizelle hervorging.

In zytologischer Hinsicht wurden ganz junge, wenigzellige Embryonen und erwachsene, aus apomiktischen Samen hervorgegangene Sporophyten untersucht. In einem jungen Embryo wurde mit voller Sicherheit die Zahl der Chromosomen mit 20 bestimmt, ebenso zeigten nach Präparaten von Dr. L. Geitler die aus apomiktischen Samen herangezogenen Pflanzen in Wurzelspitzen und Stammeristemen 20 Chromosomen. Dies ist die für Humulus Lupulus normale diploide Zahl[2]).

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß bei Humulus Lupulus gelegentlich echte somatische Parthenogenese vorkommt. Gewiß ist dies nicht die Regel. Über die Häufigkeit

---

Fruchtbl. bei H. japonicus. Sitzb. d. Akad. d. Wissensch. Wien, m.-n. Kl. CXX, 1911. — Tournois, a. a. O. — Penzig, O., Pflanzenteratologie, 2. Aufl., Bd. 3, 1922.

1) Vgl. Zinger, N., Beitr. z. Kenntnis d. weibl. Blüten usw. bei Cannabineen. Flora, Bd. 85, 1898. — Winge, Ö., The pollinat. and fertiliz. proc. in Humulus. Compt. rend. d. trav. d. Labor. Carlsberg 1914.

2) Vgl. Winge, a. a. O., Tournois, a. a. O.

der Erscheinung und ihre Bedingtheit vermag ich nichts auszusagen. Daß in der Regel, und zwar speziell bei dem kultivierten Hopfen normale Befruchtung eintritt, ist nach den Befunden anderer, oben angeführter Beobachter nicht zu bezweifeln. Es ist die Möglichkeit vorhanden, auf die H. Winkler schon hinwies, daß bei Humulus parthenogenetische Rassen existieren.

Ich möchte zum Schluß nicht unterlassen, auf zwei Tatsachen hinzuweisen, bei deren Beurteilung die Möglichkeit parthenogenetischer Fortpflanzung des Hopfens nicht ganz außer acht gelassen werden kann. Bekannt ist das zahlenmäßige Überwiegen weiblicher Pflanzen über die männlichen beim Hopfen bei Aussaat von Früchten gleicher Herkunft[1]). Ohne in die Diskussion der zytologischen Grundlagen dieser Erscheinung hier eintreten und ohne die Richtigkeit der diesbezüglichen Angaben bezweifeln zu wollen, erscheint es möglich, daß in einzelnen Fällen eine Beeinflussung des Ergebnisses durch die Tatsache eintritt, daß aus parthenogenetisch entstandenen Früchten nur weibliche Pflanzen hervorgehen.

Ferner möchte ich auf die durch die Untersuchung von Tournois festgestellte Tatsache hinweisen, daß Samenanlagen von Humulus Lupulus nach Befruchtung mit Pollen von Humulus japonicus und Cannabis sativa sich weiterentwickeln und unregelmäßige oder verkümmerte Embryonen liefern. Im ersteren Falle erfolgt normale Befruchtung, also Hybridisation, im letzteren Falle jedoch Embryoanlage ohne Befruchtung, so daß Tournois — der, wie erwähnt, sonst Parthenogenese beim Hopfen leugnet — „developpement parthénogénétique provoqué par le simple contact du tube pollinique avec l'oosphère par une sorte d'imprégnation“ annimmt.

1) Vgl. Winge, Ö., On sex chromosomes, sex determination etc. in some dioecious plants. Comptes rendus d. trav. du Laborat. Carlsberg, XV, 1923.

Verzeichnis der von K. Goebel veröffentlichten Schriften.

1877 **Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme leptophylla.** Inaugural-Dissertation, Straßburg. Botan. Zeitung **35,** 671—678, 681—694, 697—711. Mit 1 Tafel.

1878 **Über Wurzelsprosse von Anthurium longifolium.** Botan. Zeitung **36,** S. 645 bis 648.

Zur Kenntnis einiger Meeresalgen. Ebenda, S. 177—184, 193—199. Mit 1 Tafel.

1879 **Über Sproßbildung auf Isoëtesblättern.** Botan. Zeitung **37,** S. 1—6.

Pleospora conglutinata als Ursache der Erkrankung und Nadelschütte von Juniperus communis. Württemberg. naturwiss. Jahresheft, S. 305—312.

Über das Wachstum von Metzgeria furcata und Aneura. Arbeiten aus dem Botan. Institut Würzburg, herausgegeben von J. Sachs, Bd. II, Heft 2, S. 285—290.

1880 **Zur Embryologie der Archegoniaten.** Ebenda, Heft 3, S. 437—451.

Zur vergleichenden Anatomie der Marchantieen. Ebenda, Heft 3, S. 529—535.

Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Ebenda, Heft 3, S. 353—436. Mit 5 Tafeln.

Über die dorsiventrale Infloreszenz der Borragineen. Flora **63,** S. 419—427. Mit 1 Tafel.

Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien I, Botan. Zeitung **38,** S. 545—552, 561—570.

do. **II,** Verhandlungen der physikal.-medizin. Gesellsch. Würzburg, **N. F. 16,** 10 (vorläufig mitgeteilt).

Erwiderung (gegen Celakowsky, die Morphologie der Samenanlagen betreffend). Botan. Zeitung **38,** S. 413—419.

1880 **Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. 1. Niederblätter,** Botan. Zeitung **38,** S. 753, 5 Fortsetzungen, 1 Tafel. **2. Über einige Fälle von habitueller Anisophyllie.** Ebenda S. 839—844.

1881 **Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien II.** Botan. Zeitung **39, S.** 681—694, 697—706, 713—720.

Blattentwicklung von Iris. Ebenda S. 96—97.

1882 **Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien III.** (Über die „Frucht" von Pilularia globulifera.) Botan. Zeitung **40,** S. 771—778.

Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes: Über die Anordnung der Staubblätter in einigen Blüten. Ebenda S. 353—364, 3 Fortsetzungen.

Über die Antheridienstände von Polytrichum. Flora **55,** S. 323—326. Mit 1 Tafel.

Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie. Nach der 4. Aufl. des Lehrbuches der Botanik von J. Sachs neu bearbeitet. Leipzig, 550 Seiten, 407 Abbildungen. Ins Englische übersetzt als "**Outlines of classification etc.**" Siehe 1887.

Die Muscineen. Enzyklopädie der Naturwissenschaft, 1. Abteilung, 28. Lieferung, Breslau.

1883 **Mosses.** In British Encyclopedia.

Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In „Enzyklopädie der Naturwiss.", Berlin, S. 99—432, 126 Fig.

Chemische Physiologie (Referate). (I. Keimung, Stoffumsatz, Atmung, Chlorophyll, insektenfressende Pflanzen.) In Justs Jahresbericht, 7. Jahrgang, 1 Abteilung (1879), S. 243—306.

1884 **Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Infloreszenzen.** Pringsheims Jahrbücher **14,** S. 1—42.

Tetramyxa parasitica. Flora **67,** S. 517—521.

Über die Sporophylle von Osmunda. Botan. Zentralbl. **18,** S. 318—319.

Über die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane. Sammlung gemeinverständlicher Vorträge, herausgegeben von Virchow und Holtzendorff, Heft 453, Berlin.

Erwiderung (an Engler). Botan. Zeitung **42,** S. 355.

1886 **Über die Fruchtsprosse der Equiseten.** Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. IV, S. 184—189

Über die Wurzeln von Sonneratia. Ebenda S. 249—255.

Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVII, S. 207—296.

Zur Entwicklung des unterständigen Fruchtknotens. Botan. Zeitung, Bd. 44, S. 729—738.

1887 **Über die Biologie der Epiphyten.** Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg, Bd. 40.

Über die Rhizophoren-Vegetation. Ebenda Bd. 40.

Über künstliche Vergrünung der Sporophylle von Onoclea Struthiopteris Hoffm. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. V., S. LXIX—LXXIV.

Über Prothallien und Keimpflanzen von Lycopodium innundatum. Botan. Zeitung, Bd. 45, S. 161—168, 177—190.

Bemerkung zu der Abhandlung von L. Jost „Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen. Ebenda S. 717—718.

Outlines of classification and special morphology of Plants. Authorised English Translation by Henry F. Garnsey, revised by Isaac Bayley Balfour. Oxford.

1888 **Morphologische und Biologische Studien:**

I. Über epiphytische Farne und Muscineen. Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg, Bd. VII, S. 1—73.

II. Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. Ebenda, S. 74—119.

III. Über den Bau der Ährchen und Blüten einiger javanischer Cyperaceen. Ebenda, S. 120—140.

1889 **Pflanzenbiologische Schilderungen.** Teil I. Marburg, bei N. G. Elwert. 239 Seiten.
Morphologische u. biologische Bemerkungen: 1. Über den Aufbau von Utricularia. (Arbeiten aus dem bot. Institut Marburg IV.) Flora, Bd. 72, S. 291—297.
Über Jugendzustände der Pflanzen. Ebenda S. 1—45.

1891 **Morphologische und biologische Studien:**
IV. Über javanische Lebermoose. Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg, Bd. IX, S. 1—40.
V. Utricularia. Ebenda S. 41—119.
VI. Limnanthemum. Ebenda S. 120—127.
Über die Kultur von Utricularia. Jll. Monatshefte für die Gesamtinteressen des Gartenbaues. 3 Seiten.
Über die Nahrungsaufnahme der Kakteen. Monatsschrift für Kakteenkunde, 1. Jahrg., S. 61—62.
Pflanzenbiologische Schilderungen. Teil II, Lieferung 1, Marburg bei N. G. Elwert, 160 Seiten.

1892 **Archegoniatenstudien I.** Die einfachste Form der Moose. Flora **76,** S. 92—104.
On the simplest form of Moss. Ann. of Bot. **6,** S. 355—360
Archegoniatenstudien II. Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsgeneration der Hymenophylleen. Flora **76,** S. 104—116.
Eine vergessene deutsche Kolonie in Venezuela. . . . . . .

1893 **Archegoniatenstudien III.** Rudimentäre Lebermoose. Flora **77,** S. 82—103.
Archegoniatenstudien IV. Zur Kenntnis der Entwicklung von Riella. Ebenda, S. 104—108.
Archegoniatenstudien V. Die Blattbildung der Lebermoose und ihre biologische Bedeutung. Ebenda S. 423—459.
Morphologische und biologische Bemerkungen: 2. Zur Biologie von Genlisea. Ebenda S. 208—212.
Zur Geschichte unserer Kenntnis der Korrelationserscheinungen I. Ebenda S. 38—43.
Gedächtnisrede auf Karl von Nägeli. Sitzber. Akad. Wiss., München.

1894 **On the study of Adaptation in plants.** Science progress.

1895 **Über die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen I.** Flora **80,** S. 96—116.
Archegoniatenstudien VI. Über Funktion und Anlegung der Lebermooselateren. Ebenda S. 1—37.
Achegoniatenstudien VII. Über die Sporenausstreuung bei Laubmoosen. Ebenda S. 459—486.
Teratology in modern Botany. Science progress N. S. 1, London, S. 84—100.
Zur Geschichte unserer Kenntnisse der Korrelationserscheinungen II. Flora **81,** S. 195—215.
Über die Abhängigkeit der Blattformen der Campanula rotundifolia von der Lichtintensität. Sitzber. math.-phys. Kl. bayer. Akad. Wiss., S. 331—335.
Morphologische und biologische Bemerkungen. 3. Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser. Flora **81,** S. 17—29.
On metamorphosis in plants. Science progress.

1896 **Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen II.** Die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität und Bemerkungen über die Abhängigkeit der Heterophyllie anderer Pflanzen von äußeren Faktoren. Flora **82,** S. 1—13.

Archegoniatenstudien VIII[1]). Hecistopteris, eine verkannte Farngattung. Ebenda S. 67—75.

Morphologische und biologische Bemerkungen. 4. Sporenausstreuung durch Regentropfen. Ebenda S. 480—482.

Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzber. math.-phys. Kl. bayer. Akad. Wiss. **24,** S. 447—497.

1897 **Morphologische und biologische Bemerkungen:**
5. Cryptocoryne, eine lebendig gebärende Aroidee. Flora **83,** S. 426—435.
6. Über einige Süßwasserflorideen aus Britisch Guyana. Ebenda S. 436 bis 444.
7. Über die biologische Bedeutung der Blatthöhlen bei Tozzia und Lathraea. Ebenda S. 444—453.

Julius Sachs. Flora **84,** S. 101—130.

1898 **Morphologische und biologische Bemerkungen.** 8. Eine Süßwasserfloridee aus Ostafrika. Flora **85,** S. 65—68.

Archegoniatenstudien VIII[1]). Rückschlagsbildungen und Sprossung bei Metzgeria. Ebenda S. 69—74.

Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen (Festrede 15. März 1898). Denkschr. bayer. Akad. Wiss., München. 24 S.

Organographie der Pflanzen I. (Allgemeiner Teil). Jena.

1899 **Organographie der Pflanzen II. 1. (Spezieller Teil: Bryophyten).** Jena.
Führer durch den K. Botanischen Garten München. München.
Über den Öffnungsmechanismus der Moos-Antheridien. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 2. Suppl. 1898, S. 65—72.

1900 **Organographie der Pflanzen II, 2.** Jena.
Organography of plants I. English translation, Oxford.

1901 **Organographie der Pflanzen II, 3.** Jena.

Der Alpengarten auf dem Schachen. 1. Bericht des Vereins zum Schutze und der Pflege der Alpenpflanzen, Bamberg.

Morphologische und biologische Bemerkungen. 9. Zur Biologie der Malaxideen. Flora **88,** S. 94—104.

Archegoniatenstudien IX. Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei Selaginella. Ebenda S. 207—228.

Morphologische und biologische Bemerkungen. 10. Über die Bedeutung der Vorläuferspitzen bei einigen Monokotylen. Ebenda S. 469—472.

Rostowzew, S., Laboratoriumsnotizen über einige Methoden des Trocknens der Pflanzen für das Herbarium. Mit Nachschrift von Karl Goebel. Ebenda S. 478.

---

1) Diese Nummer versehentlich vom Autor 2 mal verwendet.

1902 **Bericht über den Alpengarten auf dem Schachen.** 2. Bericht des Vereins zum Schutze und zur Pflege der Alpenpflanzen. Bamberg.

Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl. **22,** S. 385—397, 417 bis 438, 481—505.

Morphologische und biologische Bemerkungen. 11. Über Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora **90,** S. 279—305.

Die verschiedene Ausbildung der Fruchtkörper von Stereum hirsutum. Ebenda S. 471—476.

Morphologische und biologische Bemerkungen. 12. Über die Pollenentleerung bei einigen Gymnospermen. 13. Zur Entwicklungsgeschichte des Boragoids. Flora **91,** S. 237—263.

Rumphius als botanischer Naturforscher. Haarlem. In Rumphiusgedenkboek S. 59—62.

1903 **Bericht über den Alpengarten auf dem Schachen für das Jahr 1903.** 3. Bericht des Vereins zum Schutze und zur Pflege der Alpenpflanzen. Bamberg 1903.

Regeneration in Plants. Bull. of the Torrey Bot. Club, S. 197—205.

Morphologische und biologische Bemerkungen. 14. Weitere Studien über Regeneration. Flora **92,** S. 132—146.

1904 **Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien.** Biol. Zentralbl. **24,** S. 673—697, 737—753, 769—787.

1904 **Morphologische und biologische Bemerkungen.** 15. Über Regeneration bei Utricularia. Flora **93,** S. 98—126.

1905 **Laboratoriumsnotizen.** Flora **94,** S. 205—206.

Organography of plants II. English translation, Oxford 1905.

Zur Erinnerung an K. Ph. von Martius. Akademierede.

Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora **95,** S. 384—411.

Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. Biol. Zentralbl. **25,** S. 65—83.

Morphologische und biologische Bemerkungen. 16. Die Knollen der Dioskoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen. Flora **95,** S. 167—212.

Kleinere Mitteilungen. 1. Eine merkwürdige Form von Campanula rotundifolia. 2. Chasmogame und kleistogame Blüten bei Viola. 3. Aposporie bei Asplenium dimorphum. 4. Zur Kenntnis der Verbreitung und der Lebensweise der Marchantiaceengattung Exormotheca. Ebenda S. 232—250.

1906 **The fundamental problems of present day plantmorphology.** Congress of arts and science universal exhibition St. Louis, Vol. V.

Wilhelm Hofmeister. The plant world, Vol. VII.

La signification des monstrosités en botanique ancienne et actuelle. Arch. des sciences physiques et naturelles, Genf. 4. Per. t. 22, XI et XII, 1906, S. 1—31.

Zur Biologie von Cardamine pratensis. Festschrift f. J. Rosenthal. Leipzig. S. 1—10.

Vegetationsbilder aus Australien. Natur und Kultur, 3. Jahrg.

Archegoniatenstudien X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten, Flora **96,** S. 1—202.

Über die Biologie von Cardamine pratensis. Biol. Zentralbl. **26,** S. 481—489.

Über die Bedeutung der Mißbildungen in der Botanik sonst und jetzt. Ber. d. Schweiz. Naturforsch. Ges.

1907 **Morphologische und biologische Bemerkungen.** 17. Nephrolepis Duffii, Flora **97,** S. 38—42.

Ch. F. Hegelmaier. Nekrolog. Ber. d. D. Botan. Ges.

Archegoniatenstudien XI. Weitere Untersuchungen über Keimung und Regeneration von Riella und Sphaerocarpus. Flora **97,** S. 192—215.

Experimentell-morphologische Mitteilungen. 1. Künstlich hervorgerufene Aposporie bei Farnen. 2. Über die Bedingungen der Wurzelregeneration bei einigen Pflanzen. Sitzungsber. d. K. Bayer. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., S. 137—138.

1908 **Über Symmetrieverhältnisse in Blüten.** Festschr. f. J. Wiesner. Jena.

Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin.

Archegoniatenstudien XII. Über die Brutknospenbildung und über die systematische Stellung von Riella. Flora **98,** S. 308—323.

Morphologische und biologische Bemerkungen. 18. Brutknospenbildung bei Drosera pygmaea und einigen Monokotylen. Ebenda S. 324—335.

Nachtrag zu der Abhandlung „Brutknospenbildung bei Drosera pygmaea und einigen Monokotylen". Ebenda S. 501—502.

1909 **Florae biology.** In: Darwin and modern science. Cambridge.
Abnorme Blattbildung bei Primula Arendsii Pax. Flora **99,** S. 370—372.

1910 **Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen.** Biol. Zentralbl. **30,** S. 657—679, 692—718, 721—737.

Melchior Treub (Nekrolog). Ber. d. D. Bot. Ges., Gen.-Vers. Heft, **28,** S. (21—31).

Zum hundertsten Band. Flora **100,** S. I—VIII.

Archegoniatenstudien XIII. Monoselenium tenerum Griffith. Flora, N. F. **1,** S. 43—97.

1911 **Morphologische und biologische Bemerkungen.** 19. Über gepaarte Blattanlagen, Flora **103,** S. 248—262.

Über Wendeltreppenblätter. Naturw. Wochenschrift. N. F. **10,** S. 97—100.

Über Heterokarpie. Ebenda, N. F. **10,** S. 825—829.

1912 **Morphologische und biologische Bemerkungen.** 20. Radula epiphylla Mitt. und ihre Brutknospen. Flora **104,** S. 157—164.

Berichtigung betr. E. Baumann: Vegetation des Untersees. Stuttgart. Ebenda, **104,** S. 164—166.

Morphological Notes. I. Inflorescences of the Ambrosiaceae. Scotish Botanic. Review **I,** S. 193—202.

1913 **Ed. Strasburger** (Nekrolog). Jahrb. d. K. Bayer. Akad. d. Wiss.. München S. 75—81.

Archegoniatenstudien XIV. Loxsoma und das System der Farne. Flora, N. F. **5,** S. 33—52.

Archegoniatenstudien XV. Die Homologie der Antheridien- und der Archegonienhüllen bei den Lebermoosen. Ebenda, N. F. **5,** S. 53—70.

Morphologische und biologische Bemerkungen:
21. Scheinwirtel. Ebenda, N. F. **5,** S. 71—87.
22. Hydrothrix Gardneri. Ebenda, N. F. **5,** S. 88—100.

Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. I. Teil: Allgemeine Organographie. 2. Aufl. Jena, G. Fischer.

1915 **Morphologische und biologische Bemerkungen:**
23. Eine brasilianische Ephebacee. Flora **108,** S. 311—315.
24. Die Abhängigkeit der Dorsiventralität vom Lichte bei einer Selaginella-Art. Ebenda **108,** S. 315—318.
25. Aneimia elegans. Ebenda **108,** S. 319—324.
26. Selaginella anocardia, eine weitere apogame Art. Ebenda **108,** S. 324—326.
27. Schleuderfrüchte der Urticifloren. Ebenda **108,** S. 327—336.
28. Über die Infloreszenzen von Acanthospermum. Ebenda **108,** S. 336 bis 340.
29. Die morphologische Bedeutung der Batatenknolle. Ebenda **108,** S. 340—347.
30. Begonia valida. Ebenda **108,** S. 347—352.

Organographie der Pflanzen. Zweite umgearbeitete Aufl. II. Teil, 1. Heft: Bryophyten, S. 515—902. Jena, G. Fischer.

Induzierte und autonome Dorsiventralität bei Orchideen-Luftwurzeln. Biol. Zentralbl. **35,** S. 209—225.

Führer durch die Gewächshäuser des K. bot. Gartens in München.

1916 **Zu Jaques Löbs Untersuchungen über Regeneration bei Bryophyllum.** Biol. Zentralbl. **36,** 193—204.

Das Rumphius-Phänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke. Ebenda **36,** S. 49—116.

Führer durch die Freilandanlagen des bot. Gartens in München.

1917 **Führer durch die Gewächshäuser des bot. Gartens in München.** 2. Aufl.

1918 **Organographie der Pflanzen.** Zweite umgearbeitete Aufl. II. Teil, Heft 2: Pteridophyten, S. 903—1208. Jena, G. Fischer.

Marian Raciborski (Nekrolog). Ber. d. D. bot. Ges. **35,** Generalvers.-Heft, S. 97—107.

Zur Organographie der Characeen. Flora, N. F. **10,** S. 344—387.

Zur Kenntnis der Zwergfarne. Flora, N. F. **11,** Stahl-Festschrift, S. 268—281.

1920 **Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung.** Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen. 483 S. Jena, G. Fischer.

Ernst Stahl zum Gedächtnis. Naturwissenschaften **8,** S. 141—146.

1921 **Pflanzen als Wetterpropheten.** Naturw. Wochenschrift, N. F. **20,** S. 129—133.

Zur Organographie der Lemnaceen. Flora **114,** S. 278—305.

Morphologische und biologische Bemerkungen. 31. Gelenkranken. Ebenda **114,** S. 306—312.

Erdwurzeln mit Velamen. Nach einer gemeinsam mit Dr. Suessenguth ausgeführten Untersuchung. Ebenda **115,** S. 1—26.

1922 **Organographie der Pflanzen.** Zweite umgearbeitete Aufl. III. Teil, Heft 1: Vegetationsorgane, S. 1209—1492. Jena, G. Fischer.

Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Botan. Abhandlungen, Heft 1, 78 S. Jena.

Helmut Bruchmann, Nachruf. Naturw. Wochenschrift **21,** S. 108.

1923 **Führer durch die Gewächshäuser des bot. Gartens in München.** 3. Aufl.

Organographie der Pflanzen. Zweite umgearbeitete Aufl. III. Teil, Heft 2: Die Blütenbildung der Samenpflanzen, S. 1493—1692. Jena, G. Fischer.

Organographie der Pflanzen. Zweite umgearbeitete Aufl. III. Teil, Heft 3: Die Sporangien der Samenpflanzen, S. 1693—1789. Jena, G. Fischer.

Führer durch die Freilandanlagen des bot. Gartens in München. Dritte Aufl.

1924 **Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung.** Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. Jena, G. Fischer.

Wilhelm Hofmeister, Arbeit und Leben eines Botanikers des 19. Jahrhunderts. 177 S. Leipzig, Akad. Verlagsges.

Archegoniatenstudien XVI. Vittariaceen und Pleurogrammaceen. Flora, N. F. **17,** S. 91—132.

Beiträge zur Kenntnis der südamerikanischen Burmanniaceen. Gemeinsam mit Dr. Suessenguth herausgegeben. Ebenda, S. 55—90.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

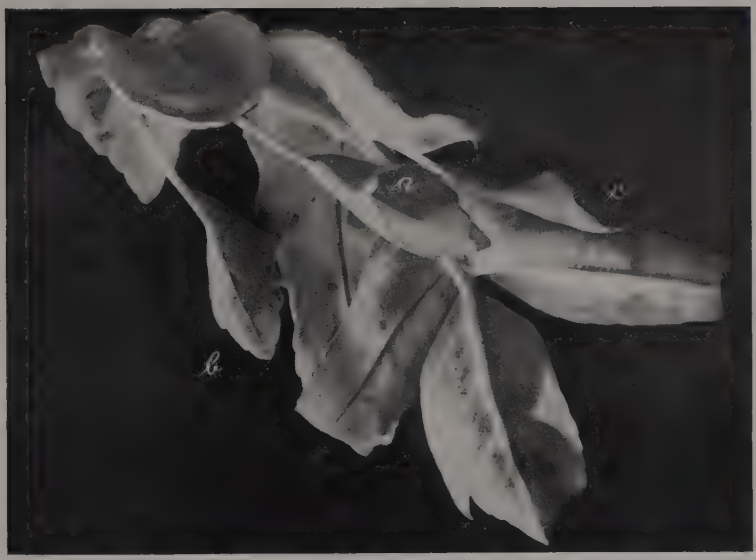


Fig. 1.

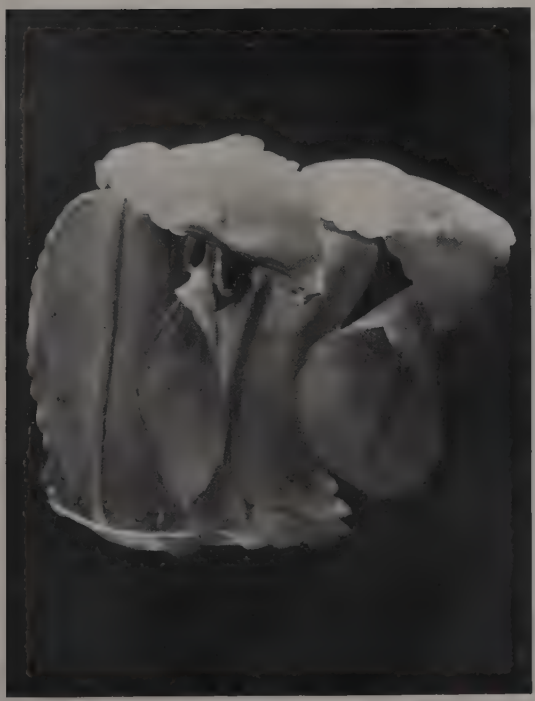


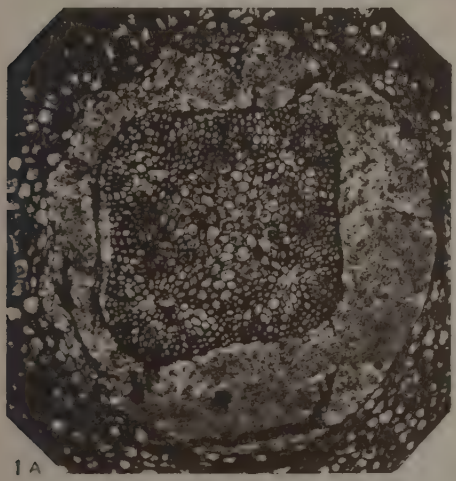
Fig. 2.

Fig. 3.

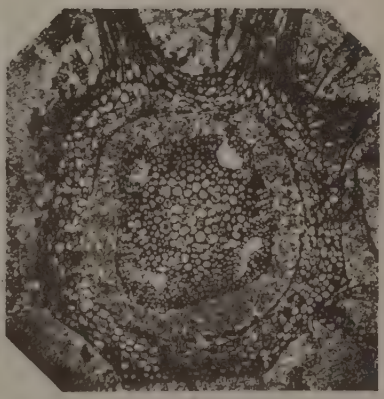
W. Figdor phot.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

1



1 A



2

M. Hirmer. Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

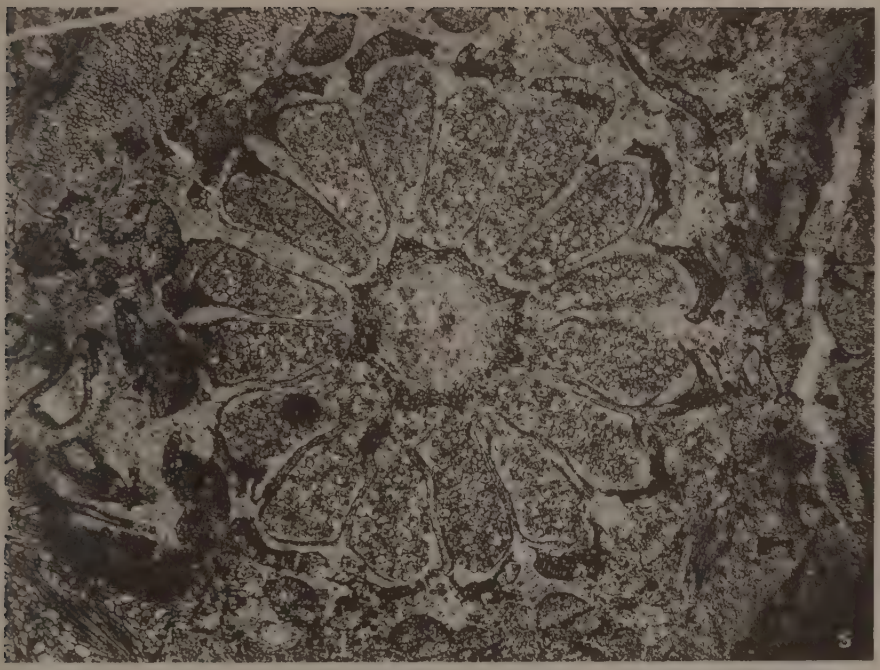
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

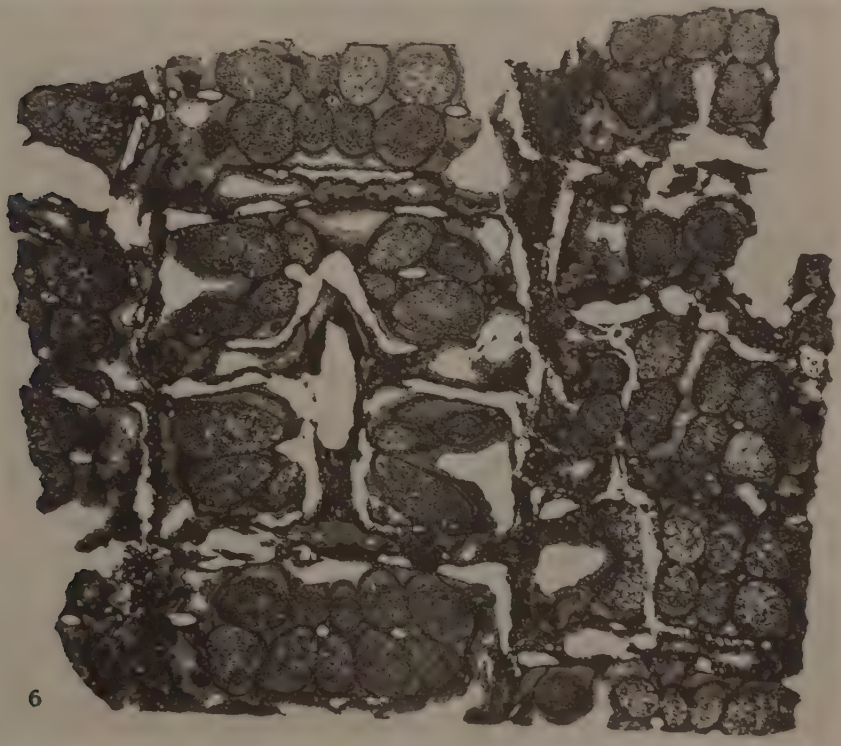
3

4

M. Hirmer. Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

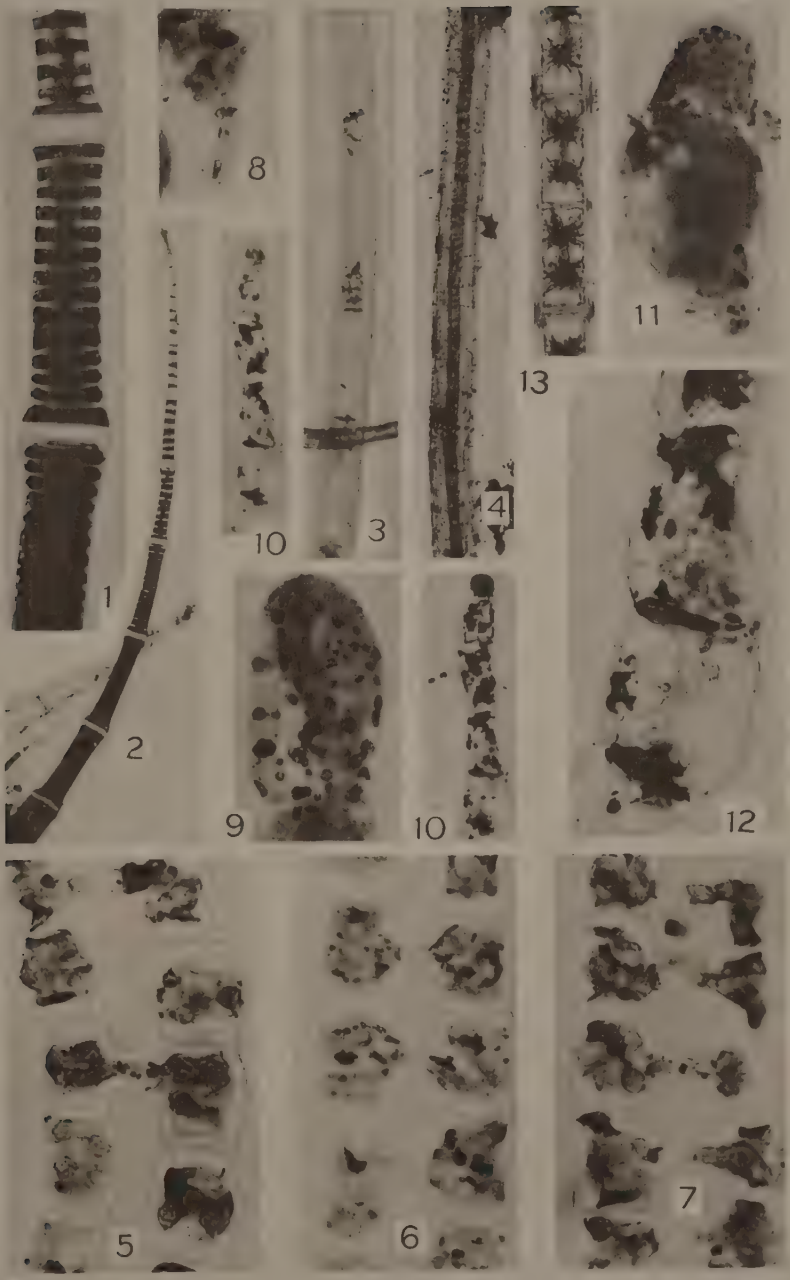




6

M. Hirmer. Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

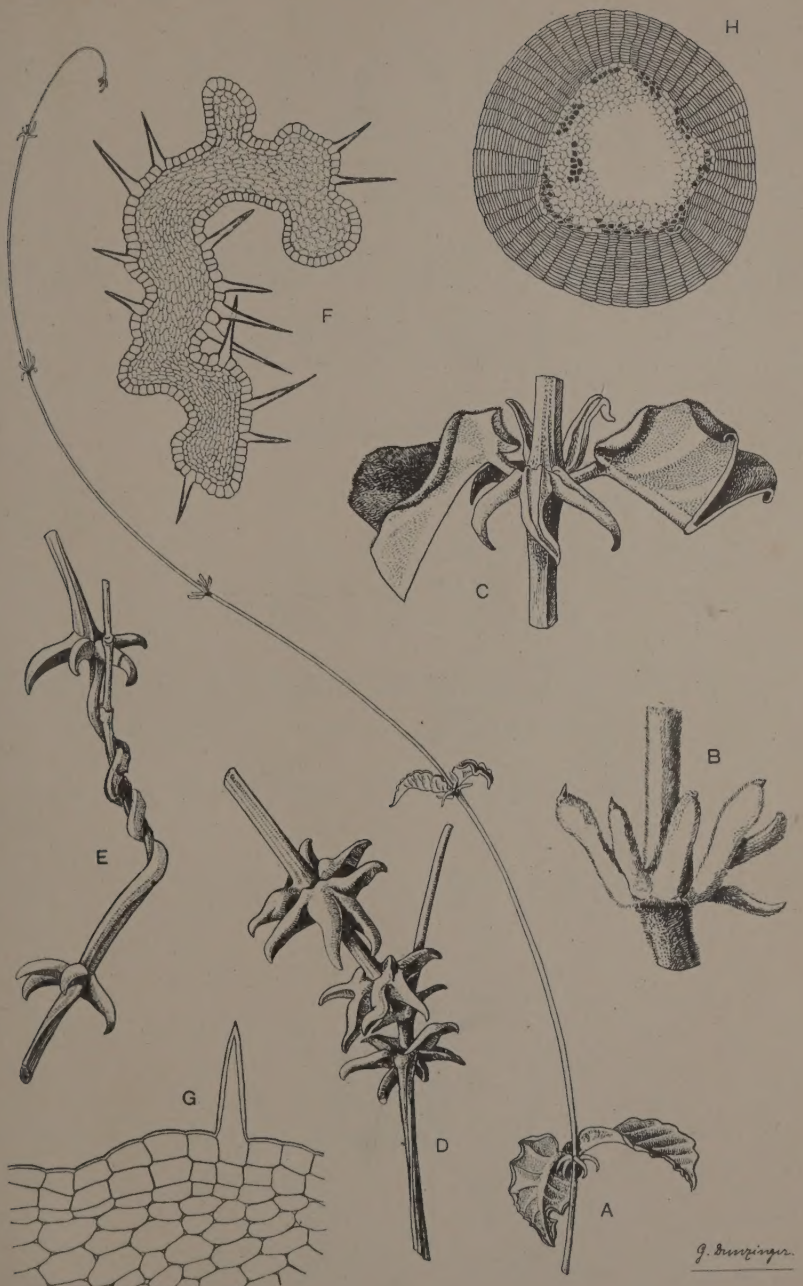
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Lloyd

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Ross.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

HERAUSGEGEBEN VON
DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

NEUE FOLGE. ACHTZEHNTER UND NEUNZEHNTER BAND.

(DER GANZEN REIHE 118. UND 119. BAND)

GOEBEL-FESTSCHRIFT

MIT 113 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 6 TAFELN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1925

Botanische Abhandlungen

Herausgegeben von Professor **Dr. K. Goebel**, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Heft 1: **Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau.** Von Dr. **K. Goebel**, Prof. an der Universität München. Mit 25 Abbild. im Text. III, 78 S. gr. 8° 1922 Rmk 2.—

Die Untersuchungen gehen von der Frage aus, ob sich in der Anordnung der „Blattnerven" und der Spaltöffnungen Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen; sie sind gleichzeitig eine wesentliche Ergänzung zu den Ausführungen des Verfassers über den gleichen Gegenstand in seiner „Organographie".

Heft 2: **Die sterile Kultur der höheren Pflanzen.** Von **G. Klein** und **J. Kisser.** Mit 20 Abbild. im Text. (Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Wiener Universität.) 58 S. gr 8° 1924 Rmk 2.40

Eine Reihe von biochemischen Fragen hat ihre Durcharbeitung noch nicht finden können, da hierfür eine leichte und absolut sichere Kulturmethode höherer Pflanzen Voraussetzung ist. Wohl gibt es eine Anzahl von Methoden, aber diese sind entweder zu unsicher, zu kompliziert, andere sogar unbrauchbar. Die vorliegenden Untersuchungen geben zunächst eine kritische Darstellung aller bekannten Methoden. Im Anschluß hieran wird eine neue Methode mitgeteilt, die die Verfasser auf Grund vieler Versuche ausgearbeitet haben und die auf das Interesse aller Biologen, vor allem aber der Botaniker rechnen kann.

Heft 3: **Blütenmorphologische Untersuchungen an den Euphorbiaceen** unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenie der Angiospermenblüte. Von Dr. **P. Michaelis**, Jena. Mit 41 Tafeln. 150 S. gr. 8° 1924 Rmk 16.—

Zur Einführung in die vorliegenden Fragen gibt der Verfasser zunächst eine Darstellung der wichtigsten z. Z. bestehenden Ansichten über die morphologische Natur der Blüte und ihre Bildung im phylogenetischen Sinne (Pseudanthienlehre Wettsteins, Euanthienlehre Halliers und Arber-Parkins', sowie die von Karsten und Celakovsky vertretenen Anschauungen). Alsdann behandelt er seine eigenen Untersuchungen innerhalb der Familie der Euphorbiaceen und erörtert an ihrem Beispiele die Frage nach dem Bildungsgange ihrer Blüten. Anhangsweise werden einige Versuche experimenteller Richtung angeführt. Zum Schluß bespricht der Verfasser noch die Frage nach der Phylogenie der Angiospermen im allgemeinen. Außer einem Literaturverzeichnis sind der von der Universität München preisgekrönten Schrift noch 41 Tafeln im Schwarzdruck mit nahezu 500 Zeichnungen und ausführlichen Erklärungen beigegeben.

Heft 4: **Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen.** Von Dr. **H. Burgeff**, Prof. an der Universität Göttingen. Teil I. Mit 43 Abbild. im Text und 4 Tafeln. 135 S. gr. 8° 1924 Rmk 6.50

Inhalt: Einleitung und Methodik. — 1. Die verschiedenen Formen der legitimen Kopulation. 2. Illegitime Sexualreaktionen. 3. Zur Entwicklungsphysiologie des Sexualvorgangs. 4. Parasitäre Verbindungen 5. Über möglichen Zusammenhang.

Heft 5: **Untersuchungen über die Geschlechts- u. Kernverhältnisse bei der Hymenomyzetengattung Coprinus.** Von Dr. **H. Brunswik.** (Aus dem botanischen Institut der Universität Wien.) Mit 3 Textfiguren, 16 Schemata und 35 Tabellen. 152 S. gr. 8° 1924 Rmk 6.—

Inhalt: 1. Allgemeine Gesichtspunkte. 2. Homothallische Arten mit Schnallenbildung. 3. Schnallenbildende Arten mit einem Sterilitätsfaktor. 4. Schnallenbildende Arten mit zwei Sterilitätsfaktoren. 5. Schnallenlose Arten der Gattung. (Homothallische und heterothallische Formen.) 6. Die Entwicklungs- und Kernverhältnisse bei den Hymenomyzeten überhaupt. Zusammenfassung der Verhältnisse bei der Gattung Coprinus. 7. Zusammenfassung der wesentlich neuen Befunde der Untersuchung. — Literaturverzeichnis.

Heft 6: **Über die Drehung bei der Entfaltungsbewegung der Blätter.** Von Dr. **A. Seybold.** Mit 64 Abbild. im Text. 80 S. gr. 8° 1925 *im Druck.*

Heft 7: **Zur Kenntnis der Beiknospen.** Zugleich ein Beitrag zum Korrelationsproblem. Von Priv.-Doz. Dr. **W. Sandt**, München 1925 *im Druck.*